

# **ARCHIV**

für

## **Mikroskopische Anatomie**

**I. Abteilung**  
für vergleichende und experimentelle  
Histologie und Entwicklungsgeschichte

**II. Abteilung**  
für Zeugungs- und Vererbungslehre

begründet von  
**MAX SCHULTZE**  
fortgeführt von  
**O. HERTWIG und W. v. WALDEYER-HARTZ**  
herausgegeben von  
**OSKAR HERTWIG**  
in Berlin

---

**Fünfundneunzigster Band**

**Drittes Heft**  
Mit 10 Tafeln und 20 Textfiguren

---

**1 9 2 1**  
**VERLAG VON FRIEDRICH COHEN IN BONN**

**Ausgegeben am 15. Juni 1921**

# INHALT.

## Abteilung I.

Seite

### **Elektroanalytische Untersuchungen.**

Von Rudolf Keller . . . . . 117

Hierzu 3 Textabbildungen.

### **Über das Auftreten der elastischen Fasern in der Tierreihe, über das Verhalten derselben in der Wangenhaut bei verschiedenen Menschenrassen und über Bindegewebe und Sprache.**

Von P. Schiefferdecker. Ausgeführt mit Unterstützung der Preuss. Akademie der Wissenschaften und der Rhein. Ges. f. wiss. Forschung . . . . 134

Hierzu Tafel VII—XII.

### **Die Panzerhaut der Weichschildkröte *Emyda granosa* und die funktionelle Bedeutung ihrer Strukturen.**

Von Prof. Dr. W. J. Schmidt in Bonn (Zool. Institut) 186

Hierzu Tafel XIII und XIV und 8 Textabbildungen.

### **Über die Lochkerne der lymphatischen Randschicht der Leber und des Mesenterium von *Triton alpestris*.**

Von Susanna Levy, approb. Ärztin, Berlin. Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie, Dahlem bei Berlin . 247

Hierzu 8 Textfiguren.

## Abteilung II.

### **Über die Entwicklung der Dottersackgefäße des Selachier-eies.**

Von J. Rückert, München . . . . . 203

Hierzu Tafel IX und X und 1 Textfigur.

**Literarisch-kritische Rundschau . . . . . 242**

*Die Herren Mitarbeiter des „Archiv für mikroskopische Anatomie“ erhalten 30 Sonderabdrücke umsonst. Weitere gewünschte Exemplare werden gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert.*

### **Manuskriptsendungen**

*werden künftig entweder an Herrn Geheimrat Professor Dr. Oskar Hertwig in Berlin-Grunewald, Wangenheimstrasse 28, oder an die Verlagshandlung zur Weiterleitung an vorstehende Adresse erbeten.*

# **Elektroanalytische Untersuchungen.**

Von  
**Rudolf Keller.**

Mit 3 Textabbildungen.

Zum Eindringen in die elektrische Konfiguration der Zelle ist in erster Reihe notwendig die Bekanntschaft mit der Elektrochemie und der physikalischen Chemie der nichtorganischen Welt, die zurzeit in den Kreisen der Biologen schon ziemlich allgemein verbreitet ist, in zweiter Reihe ist unerlässlich eine genaue Kenntnis der heutigen Kolloidchemie, deren Tatsachen vielen Mikroskopikern nicht genügend vertraut sind. Es sei mir deshalb gestattet, zur Klarstellung des Folgenden einiges aus den neueren Erfahrungen der Kolloidchemiker hier wiederzugeben, weil namentlich die Kapillaranalyse es jedem Histologen ermöglicht, in ein paar Minuten mit den einfachsten Mitteln die elektrische Charakteristik einer Farblösung festzustellen und die Fundamentalversuche nachzuprüfen.

Die geläufige physikalische Chemie fusst auf den grossen Entdeckungen der Jahre 1885—1890 über die Chemie der Lösungen und über die Dissoziation der Salze, die Kolloidchemie hingegen behandelt die Eigenschaften der nächst grösseren Molekulararten, der kolloiden Dispersionen. Während die Salzlösungen molekulardispers oder im dissoziierten Zustand ionendispers sind,<sup>1)</sup> werden die kolloiden Dispersionen in gröbere Verteilungen, in Sole und Gele, eingeteilt. Was die Sole und Gele hauptsächlich von den Molekulardispersoiden unterscheidet, ist der Umstand, dass der innere chemische Charakter der Atomgruppen, aus denen sie sich aufbauen, zurücktritt vor ihren Oberflächenkräften. Während beispielsweise in einem elektrischen Stromfeld oder einer elektrostatischen Potentialfläche Molekulardispersoide zerlegt werden, die basischen reduzierenden Atomgruppen dem negativen Pol zuwandern (kathodisch), die sauren und oxydierenden dem positiven (anodisch), wandert das grössere Eiweiss-, Zucker- oder Gelatinemolekül fast ganz unzersetzt in

<sup>1)</sup> Diese Einteilung stammt von Wolfg. Ostwald.

alkalischer Lösung zur Anode, in saurer Lösung zur Kathode, wird also allein von Oberflächenkräften bewegt. Der Histologe muss sich mit diesen Dingen vollkommen vertraut machen, nicht nur weil sein Untersuchungsobjekt, das protoplasmatische Gewebe, aus lauter Kolloiden besteht, sondern weil er mittels Stoffen analysiert, die wie die Farbstoffe typische Kolloide sind, oder die wie Alkohol, Glycerin, Formol, Gelatine kolloidchemisch stärker wirken als chemisch im alten Sinne. Wenn ich sage, dass die Farbstoffe typische Kolloide sind, so ist dies theoretisch nicht ganz richtig, sie bestehen in wässriger Lösung gewöhnlich aus einer molekulardispersen, bei Methylenblau, den Säurefarbstoffen und bei Neutralrot, die erheblich dissoziieren, sogar aus einer ionendispersen Phase und aus der kolloid gelösten Phase. Praktisch jedoch darf der Histologe die Farbstoffe als typische Kolloide ansehen, weil sie in der Zelle sich wie reine Kolloide verhalten und von ihrem inneren chemischen Charakter wenig erkennen lassen. Weshalb dies so ist, lässt sich im Augenblick nicht feststellen. Wahrscheinlich werden sie von den in den Zellen stets gegenwärtigen unsichtbaren Kolloiden auch in dissoziierter Form adsorbiert und gehorchen dann auf diesen nicht sichtbaren Kolloidvehikeln den allgemeinen Kolloidregeln für Eiweiss u. dgl., das heisst, sie wandern in Alkalien zum positiven, in Säuren zum negativen Pol.

### **Das Schulemann-Phänomen.**

Die Priorität der Beobachtung, dass alle Farbstoffe, saure und basische, ebenso Tuschesuspensionen und Metallkolloide im Blut an die Körperanoden wandern, gebührt nicht mir, sondern Schulemann (1), dem diese Tatsache gelegentlich ausgedehnter Injektionsversuche aufgefallen war. Die wichtigen Beobachtungen des genannten Autors, dem es keineswegs darauf ankam, irgend eine vorgefasste Hypothese damit zu stützen, sondern der nur eine Tatsache registrierte, für die ihm als kolloidchemisch Unterrichteten der Zusammenhang klar geworden war, sind in der Fachhistologie keineswegs nach Gebühr gewürdigt worden. Man hat nicht erkannt, dass hier eine Fundamentalschwierigkeit des elektrochemischen Zellbetriebes eine neue und aussichtsvolle Beleuchtung erfahren hat. Bestände nämlich der Körper nur aus



ionendispersen, also dissoziierten chemischen Verbindungen, so müssten immer wieder die reduzierenden Atomgruppen an den Reduktionspol, die Kathode wandern und dort weiter reduziert werden, während der Energieumsatz fordert, dass die verbrennlichsten Stoffe zur Anode gelangen, wo sie oxydiert werden können und die notwendige Energie liefern müssen.

Obzwar ich Schulemanns Aufsatz gleich nach seinem Erscheinen las und ihn in meinen Schriften zustimmend besprach, und obwohl ich zu jener Zeit bereits einen grossen Teil der kolloidchemischen Literatur aufgenommen hatte, war ich doch noch nicht tief genug in die Materie eingedrungen, um das Fundamentale dieser Regel voll zu erfassen. Ich war noch immer mit der Brille des einseitig chemisch Denkenden behaftet, der sich nicht ganz von dem Vorurteil losmachen konnte, dass Säuren zu Basen tendieren und umgekehrt.

Das Schulemann-Phänomen, die Anodizität der meisten Farbstoffe, der chinesischen Tusche, der Edelmetallkolloide ist aber naturgemäss auch praktisch wichtig als einer der Ausgangspunkte der elektroanalytischen Untersuchung. In diesem Punkt bin ich unabhängig von Schulemann, von ganz anderen Prämissen ausgehend, schliesslich auf Umwegen zur vollsten Bestätigung seiner Beobachtungen gelangt. An ganz verschiedenem Material, zumeist an Pflanzen, aber auch an Tieren, habe ich durch Tausende systematische Versuche die Richtigkeit seiner allgemeinen Regel bestätigen können. Zur leichteren Kontrolle dieser Erscheinungen bedarf es noch einer einfachen Methode zur Feststellung der Wanderungsrichtung von Farblösungen.

### **Kapillaranalyse mittels Fliesspapier.**

Die Feststellung der elektrischen Wanderungsrichtungen von Farblösungen ist keine ganz einfache Sache, Beweis dessen, dass die angesehensten und erfahrensten Kolloidforscher über diesen Gegenstand in ausgedehnte Diskussionen gerieten, die zurzeit noch nicht beendet sind. Ich sage absichtlich Farblösungen, nicht Farbstoffe, weil die Kontroversen offenbar auch dadurch mitverursacht worden sind, dass man gewöhnlich nur vom Farbstoff ausging, während das Lösungsmittel oder Dispersionsmittel ebenso wichtig ist. Der einzige unter den Kolloidchemikern, der immer wieder mit Nachdruck gepredigt hat, dass man mit dem

Kolloid allein den Oberflächen-Ladungszustand nicht eindeutig bestimmen könne, sondern dass die elektrische Kolloidladung eine variable Grösse sei, wie z. B. der Dispersitätszustand, war Wolfgang Ostwald, der Herausgeber der „Kolloid-Zeitschrift“. Er hatte jedoch bis vor kurzem mehr Gegner als Anhänger dieser sehr wichtigen Erkenntnis. Zu der Verwirrung trug bei, dass man gewöhnlich die Farblösung direkt in das Stromfeld brachte, wie ich es anfangs auch getan habe. Dann wird die Anodenggend durch die Elektrolyse angesäuert, der Farbstoff erhält Kathodenrichtung und hellt sich an der Anode auf, auch wenn er in neutralem Wasser anodisch zu wandern pflegt. Fichter und Sahlbom (2) haben eine Filtrierpapier-Kapillar-Regel ausgearbeitet, deren Fehlerhaftigkeit jüngst von amerikanischen Kolloidchemikern (3) hervorgehoben wurde, die aber auf dem Kontinent noch heute dominiert. Fichter und Sahlbom gaben an, dass die anodisch wandernden Farben beim Eintauchen in die Lösung mit dem Wasser aufsteigen, die kathodischen an der Eintauchstelle gefällt werden. Dieses Verfahren, Kapillar-Analyse genannt, wäre sehr bequem. In 30 Sekunden könnte man damit jede Farblösung bestimmen. Dadurch jedoch, dass gewisse Farbstoffe bei Säurezusatz eine Dispersitätsänderung erfahren und ausfallen, z. B. Kongorubin, Kongorot, andere bei Basenzusatz, z. B. Methylenblau, Neutralrot, so ist diese komplexe Erscheinung an und für sich auch bei richtiger Anwendung mit einigen Unstimmigkeiten behaftet, die sich, unter anderem z. B. bei Lichtgrün noch nicht haben aufklären lassen.

Das Filtrierpapier-Prinzip, von dem Fichter und Sahlbom ausgehen, wird neben dem Ladungszustand des Dispersionsmittels (in chemischer Sprache: Azidität oder Alkaleszenz) beherrscht vom Coehnschen Gesetz der Strömungsströme (4): Ein Stoff von höherer Dielektrizitätskonstante (Wasser) ladet sich positiv bei der Berührung mit Stoffen niederer Dielektrizitätskonstante (Farbstoff, Papierfaser). In meiner ersten Veröffentlichung in der „Kolloid-Zeitschrift“ hob ich hervor (5), dass meine Versuche mit Methylenblau, dessen variable Wanderungsfähigkeit in Säure und Alkali ich bei 80 Volt Laboratoriumsstrom sichergestellt hatte, mit dem Fichter-Sahlbom-Prinzip nicht stimmten. Ich hatte damals noch nicht die Sicherheit, meine eigenen Erfahrungen für richtiger halten zu können, als

die zu dieser Zeit auf dem Kontinent unwidersprochene Regel. Die Aufklärung gab mir eine Arbeit von H. Schmidt (Düsseldorf) in der „Kolloid-Zeitschrift“ (6). Dieser Experimentator liess verdünnte Salzsäure auf Fliesspapier von starker Saugkraft tropfen und analysierte den Fleck nachher mit einem Säureindikator, z. B. Kongorot. Es ergab sich, dass der kapillare Aufstieg so erfolgt, dass die Säure, die Anodenflüssigkeit, zurückbleibt, und reines, säurefreies Wasser im Papier vorseilt. Nach der Entdeckung Schmidts zerlegt also gutes Fliesspapier die Lösungen etwa nach folgendem Schema:

1. Zone	2. Zone	3. Zone	4. Zone
eingetaucht	Anodenflüssigkeit Säure	Kathodenflüssigkeit Base oder säurefrei	Wasser (nur bei anodisch wandernden Stoffen)

Naturgemäss habe ich dieses Verfahren in einigen hundert Versuchen mit meinen histologischen Farblösungen ausprobiert und es bei 35 von 40 Farbstoffen glatt bestätigt gefunden. Der Rest sind kompliziertere Farben, die sich vielleicht noch aufklären lassen werden. Es hat sich herausgestellt, dass vereinzelt die Histologie empirisch schon aus diesem Zusammenhang Nutzen gezogen hat. In der Vorschrift der Biondi-Ehrlich-R. Heidenhain-Mischung von 1885 findet sich bereits die Beobachtung, die richtige Mischung dürfe im Filtrierpapier nur zweifarbige Kreise bilden; wenn auch das Rot des Säurefuchsin im mittleren Ring erscheine, enthalte sie zuviel Säurefuchsin. Der verstorbene Prager Histologe S. Mayer hat ebenfalls vor dem Färben seine Lösungen mit Filtrierpapier ausprobiert. Die Hauptfarben, auch die meisten Mischungen der Histologen zeigen durch das Vorseilen des reinen ungefärbten Wassers den anodischen Wanderungssinn der betreffenden Farblösung (die kathodischen sind bis zur 4. Zone gleichfarbig), einzelne nehmen sogar einen saueren Farbumschlag in der Anodenzone an. Gleich die beiden den Mikroskopikern wohlbekannten Farbstoffe Neutralrot und Safranin sind in der 2. Zone anodenfarbig, himbeerrot bei Neutralrot, kirschrot bei Safranin. Wie in meinen älteren Arbeiten wiederholt betont, sind dies die Anodennuancen dieser Farben. Neutralrot leistet noch ein Besonderes. Man kann es mit Leitungswasser oder durch einen Tropfen Alkali entfärben. Trotzdem erscheint aus der farblosen Lösung schon in zwei oder

drei Sekunden in der Anodenzone die himbeerrote Säurefarbe. Diesen einfachen Versuch sollte niemand unterlassen, um sich von der prompten Elektro-Reagierfähigkeit dieser Farblösung im Bruchteil einer Minute zu überzeugen. Andere Indikatoren, z. B. Säurefuchsin, ändern ihre Farbe in den mir zur Verfügung stehenden Fliesspapieren nicht, Methylgrün zeigt diese Erscheinung nur sehr schwach, Kongorubin ebenfalls schwach.

Der Fliesspapierversuch ist nicht nur bequemer, er ist auch in mancher Hinsicht zuverlässiger als der Stromversuch mit 80 Volt, mit dem man die Zellspannungen schwer nachahmen kann. Das lässt sich leicht berechnen. Wenn in den mikroskopischen Zellen auch keine höhere Spannung herrschen würde als in den angeschnittenen, ihrer Isolierung beraubten grossen Querschnitten der makroskopischen Elektro-Physiologie, also rund  $\frac{1}{10}$  Volt auf ein Tausendstel Millimeter, so könnte bei einem Elektroden-Abstand von nur 5 Zentimeter (die Kolloidchemiker nahmen gewöhnlich 100 Zentimeter Elektroden-Abstand) ein Strom von 5000 Volt nicht ausreichen, um dieselben galvanischen Wanderungs-Schnelligkeiten oder eine Ladung von 25 Millionen statischen Volts (Quadratgesetz), um dieselben statischen Anziehungen und Abstossungen zu erzeugen, wie die Zellelektrizität sie hervorbringt. Andererseits ist die Stromstärke des Laboratoriumsstroms unvergleichlich grösser als die der Zellelektrizität, was unliebsame Wärmestörungen mit sich bringt. Ich habe deshalb anfangs zwischen sehr nahen Stanniol-Elektroden auf Objektträgern wandern lassen, erhielt aber undeutliche, durch Metallzersetzung getrübt Resultate. Schliesslich hat es sich am besten bewährt, Uhrsälchen mit nahen Platindraht-Elektroden anzuwenden, zwischen denen der feste oder sehr konzentrierte Farbstoff vorsichtig in die Mitte gegeben wird. An der Bewegung der entstehenden Schliere kann man die Wanderungsrichtung sofort nach der Stromeinschaltung bequem erkennen, und zwar die Wanderung der kolloiden Phase allein, von der wir schon seit Schulemann wissen, dass sie als das färbende Prinzip zumindest bei Vitalfärbung erscheint und die von der molokulardispersen Phase zu trennen für die histologische Elektroanalyse unerlässlich ist. Es sei aber hinzugefügt, dass diese Trennung durch den Mangel an dem entsprechenden reichsdeutschen Apparate (von Michaelis) herbeigeführt wurde, weil mir diese

wichtige Unterscheidung bei den ersten Experimenten dieser Art nicht gegenwärtig gewesen ist.

### Kontroll-Präparate.

Als Testobjekte für elektro-analytische Mikroskopie dienen mir seit zwei Jahren die abgebildeten Schnitte von Wurzeln und Blättern, das sind Objekte mit ziemlich stetiger Elektrizitätsverteilung, deren Konfiguration durch Versuchsmethoden verschiedenster Art, einschliesslich der Nachprüfung durch Kapillarelektrometer und Galvanometer, an analogen Schnitten grösserer Pflanzen vollkommen sichergestellt ist. Die Zeichnungen sind meinen „Neuen Versuchen“ (9) entnommen. Fig. 1 ist das Anodenbild der Wurzel der Schwertlilie (*Iris florentina*), auch im Winter benützbar, Fig. 2 das kathodische Gegenbild dazu, Fig. 3 Querschnitt von der Blattbasis des Flieders (*Syringa vulgaris*) in den Monaten Juni bis August. Nur grosse ausgewachsene Lichtblätter sind zweckmässig. Statt der Schwertlilie kann man auch andere Wurzeln verwandter Pflanzen benützen, die gewöhnliche Küchenzwiebel hat eine sehr ähnlich gebaute Wurzel, die aber nur mit stärkeren Vergrösserungen etwas unbequemer bearbeitet werden kann. Statt des Fliederblattes können Blätter der Rosskastanie und die meisten anderen Blätter, auch Stengel von Gräsern, Blütschäfte von Liliaceen, Primeln usw. benützt werden, bei denen man sich am raschesten nach dem auffällig anodischen Sklerenchym (Stützgewebe) orientiert. In der Wurzel der Iris und der Zwiebel ist die stärkste Anode der Ring der Endodermis, aus U förmig verdickten Zellwänden bestehend.

Im Querschnitt der Iris sind die äussersten drei Rindenzellen schwach anodisch, sie sind auf dem Schwarz-Weiss-Bild nicht mitgezeichnet, da sie sich wegen ihres Gerbstoffgehaltes mit Eisenlösungen tintenartig

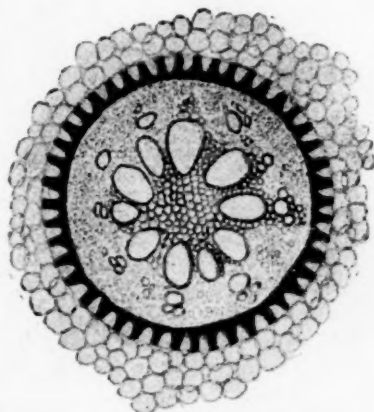


Fig. 1.

Iris Wurzel Anodenbild Methylviolett 2 B.



tingieren, während sie auf farbigen Bildern in der Anodenfarbe hervortreten. Dann folgen die gewöhnlichen Rindenzellen, in der Figur teilweise mitgezeichnet, mit kathodischen Zellwänden und (nur frisch) anodischem Plasma, hierauf die schon erwähnte auffallend anodische Endodermis. Diese schliesst zusammen mit dem nächst inneren Zellring — dem Pericykel mit kathodischen Wänden

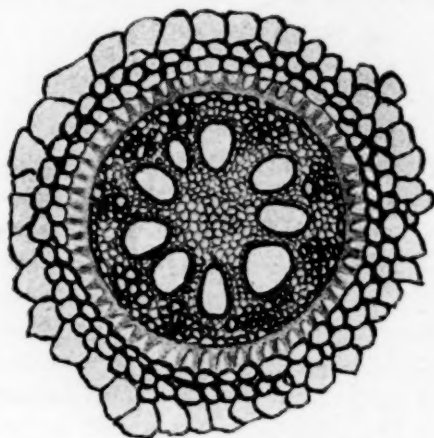


Fig. 2. Iris, Kathodenbild Ferrocyan.

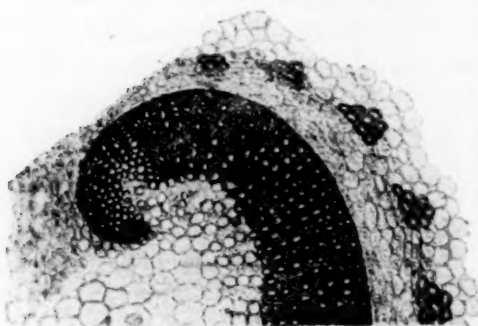


Fig. 3. Flieder, Anodenbild.

— die Radspeichen der Gefässe ein und zwar der grossen anodischen Wassergefässe und zwischen ihnen — gleichsam zwischen den Radspeichen — den Siebteil mit kathodischen Wänden (das Eiweissleitungssystem der höheren Pflanzen).

Bei Fig. 3 Hälfte des Querschnittes eines Fliederblattes (von rechts nach links) Parenchymzellen mit kathodischen Wänden, dann die auffallend anodischen Sklerenchympfeiler, auf dem Querschnitt inselähnlich hervortretend, diese Pfeiler stützen den zarten Siebteil mit seinen kathodischen Wänden, auf die das Bildungsge-  
webe, Kambium — noch stärker kathodisch —

folgt, dieses Kambium wird zur Zeit lebhafter Teilungen im Juni ganz schwarz bzw. blau mit Kathoden-Tinktionen. Unmittelbar anschließend an das kathodische, im Bild farblose Kambium, erscheint das dunkle Horn des Gefässteils. Es ist in Wirklichkeit nicht so stark anodisch, wie es nach der Zeichnung erscheint, weil es ebenso



wie die verdickten Gefässwände der Wurzel von Natur dunkel gefärbt ist, aber es färbt sich ausserdem anodisch.

An der Hand dieser Präparate oder ähnlicher Schnitte kann nun jeder Histologe eine beliebige Farblösung aus seinem Schrank nehmen, sie erst mit Filtrierpapier ausprobieren und sich davon überzeugen, dass die anodisch wandernden, gleichgiltig, ob sie sauer oder basisch oder neutral sind, eine anodische Färbung erzeugen, die kathodisch wandernden, gewöhnlich stark dissoziierten diffus oder kathodisch färben. Ausnahmen sind jene Farbstoffe, die sich schliesslich durch Reduktion an den Kathoden entfärben, z. B. Methylenblau oder die sonstwie durch Säuren oder Alkali Farbänderungen oder Dispersitätsänderungen erzeugen, oder unlösliche chemische Verbindungen mit Zellelementen eingehen, was aber ziemlich selten geschieht.

In vielen Fällen kann man anodische Farbstoffe durch Auflösen in Säure, Alkohol oder Glyzerin kathodischer machen, — die beiden letzteren haben eine niedrigere Dielektrizitätskonstante als Wasser und die Farbstoffe — und zwar sowohl im Filtrierpapier als im Objekt und im Stromfeld. Dies gelingt jedoch nicht immer, zumal bei den wasserlöslichen, die sich im Objekt vom Alkohol trennen können. Auch halten die Zellen während des Absterbens mit grosser Zähigkeit ihre Anodenladungen fest, bleiben also um diese herum sauer. Ferner kann man unentschiedene diffuse oder kathodische Farben mittels Alkali anodisch wandern lassen, was aber nur bei grosser Vertrautheit mit Material und Farbstoff zu gelingen pflegt, z. B. mit Säurefuchsin.

Säurefuchsin ist im Wasser überwiegend kathodisch, färbt aber doch das Objekt zunächst scheinbar anodisch, da es durch die schwächsten Spuren Alkali farblos wird und unsichtbar bleibt. Setzt man starkes Säure-Glyzerin zu, so erhält man alsbald ein nicht sehr scharfes Kathodenbild. Man kann aber Säurefuchsin auf folgende Weise scharf anodisch färben lassen, indem man es in schwachem Ammoniak auflöst und die Schnitte in die farblose Lösung bringt. Nun wartet man eine Zeitlang, je nach der Konzentration, bis die Farbe durch das Verdunsten des Ammoniaks gerade wieder zurückzukehren scheint. Dann nimmt man die Schnitte heraus und erhält, wenn man den rechten Zeitpunkt getroffen hat, aus der noch stark ammoniakalisch riechenden Lösung ein schön säurefarbenes Anodenbild und zwar ein elektives.

Im Filterstreifen habe ich Säurefuchsin in Ammoniak nicht zu einer deutlichen anodischen Wanderung veranlassen können, zumal es unsichtbar ist, und nach dem Trocknen, vielleicht wieder kathodisch werdend, sich nahezu gleichmässig verteilt. Sonst aber sind die Spannungs- und Stromstärkeverhältnisse der Papier-Kapillar-Elektrizität offenbar den Zellenverhältnissen ähnlicher als die eines Laboratoriumsstroms von nur 80 Volt; auch dieser zeigt jetzt eine gute Übereinstimmung, selbst bei Mischungen wie Pikrokarmine, von dem ich in meiner letzten Veröffentlichung (9) hervorgehoben habe, dass es im Stromfeld entgegengesetzt wandert wie im Präparat. Im Uhrgläschen mit einem Tropfen Säure (Pikrokarmine [Grübler] ist stark alkalisch) wandert es jetzt, ebenso auch im Filtrierpapier, gelb zur Anode, rot zur Kathode, wie es meine Präparate seit einem Jahre gezeigt haben.

Man kann verstehen, dass spätere Übereinstimmungen anfänglich scheinbar widersprechender Ausnahmen wie beim Pikrokarmine, oder die Rektifikation der Kapillar-Regel von Fichtersahlbom mein Vertrauen in die Zuverlässigkeit meiner Kontrollschnitte sehr erhöht haben. Ich habe in der Zwischenzeit noch viele andere Bestätigungen meines Systems erzielt, die aber kaum jene überzeugen dürften, die der neuen Sache noch skeptisch gegenüberstehen. Es gehört nur ein bisschen Arbeit dazu, und zwar mehr geistige als manuelle, um sich mit einem Tatsachengebiet vertraut zu machen, das überholte einseitig chemische Auffassungen beseitigt und ungemein viel Positives enthält, trotz der grossen Unklarheiten, die ihm zurzeit noch anhaften.

### Widersprüche.

Eine der grössten Schwierigkeiten meiner Elektro-Mikroskopie bildet die Lieblingsmethode der heutigen Histologie, die Eisen-Hämatoxylin-Methode von Martin Heidenhain, wie überhaupt das Verhalten stark fixierter und gehärteter Objekte. Nach der Vorschrift von Heidenhain kommen die Schnitte nach saurerer Fixierung (die nach dem Vorgesagten eine kathodische Wanderungstendenz der Kolloidfarben verstärken müsste) in eine Eisenlösung, hierauf in eine ausgereifte Hämatoxylinlösung. Elektrochemisch ist dieser Vorgang meinen Kathodenverfahren parallel und fällt nur das Eisen im zweiten Bad statt durch Ferrocyankalium oder Schwefelammonium durch Hämatein aus. Ferner färbt Heiden-

hain stundenlang, ich sekundenlang, Heidenhain regressiv, ich progressiv. Das Eisenhämatoxylin färbt einfach alles schwarz und wird erst nach und nach mit Leitungswasser kunstvoll differenziert. Der Widerspruch bleibt jedoch trotzdem bestehen, weil Heidenhain unter anderem typische Kathodenelemente rein elektiv ausfärbt, z. B. die anisotropen Q-Scheiben der Muskeln in einem gewissen Zeitpunkt der Differenzierung. Ferner ergaben meine Testobjekte, wenn man sie stundenlang nach Heidenhain zuerst im Eisen imprägniert, Kathodenbilder.

Früher habe ich nie daran gezweifelt, dass Eisenhämatoxylin kathodisch differenziert, so entstand eine lange festgehaltene, wahrscheinlich irr tümliche Anschauung von der Kathodennatur des Spermakerns gegenüber der Anodennatur des chromatinarmen Eikerns. Die genauere Untersuchung aller dieser Objekte führte mich jedoch auf eine Reihe bis heute unaufgeklärter Widersprüche. Es zeigte sich, dass das Basichromatin genannte Element der Kernschleifen, das gewöhnlich mit Eisenhämatoxylin dargestellt wird, von typischen Anodenfarbstoffen ausgefärbt wird, von basischen, sowohl wie Gentianaviolett, Kresylechtviolett, Methylviolett, Methylgrün, Safranin (anodische kirschrote Komponente), Neutralrot, als auch von saueren anodischen Farbstoffen, wie Nigrosin, Karmin, Hämatein und zwar gewöhnlich in ihrer anodischen (Säure-)Farbe, besonders deutlich bei Safranin, Methylgrün und Neutralrot. Nicht nur in allen diesen anodischen Farblösungen wird das Kern-Chromatin der Chromosomen sichtbar, sondern ebenso in zuverlässig anodischen Oxydationsreagentien, wie Unna-Golodetz, Neutralviolett, Unnas Rongalitweiss. Aus Mischungen entnimmt es gewöhnlich die im Filtrierpapier und im Stromfeld anodischere Komponente, aus Giemsa das Blau.

Wie erklärt es sich nun, dass es sich mit Hämatoxylin kathodisch färben sollte? Bestehen die Chromosomen aus kathodischen und anodischen Bestandteilen, die beide genau identische Zeichnungen geben? Oder gelten für den Kern andere Regeln als für das Plasma und grössere Zellkomplexe, weil vielleicht ein vorhandener elektrochemischer Ladungssinn sich nach der Entladung durch eine bestimmte langdauernde Fixation und Färbung wie ein sich entladender Akkumulator umkehrt? Keiner dieser Auswege ist befriedigend. Zu diesem Widerspruch kommt noch die Tatsache, dass ein anderes Kernelement, der Nukleolus,

sich in beiden Methoden, sowohl kathodisch als anodisch tingiert und zwar mit mehreren anodischen und kathodischen Farbemitteln. Sicher ist, dass der Kern besondere Einrichtungen besitzt, die dem Eindringen von Anionen ebenso wie von Kationen im normalen Leben starke Widerstände entgegenstellen, da er sich lebend absolut nicht tingiert, auch nicht mit unschädlichen Farben. Der tote Kern macht es umgekehrt, nimmt anodisch und kathodisch Farben an. Ich glaube, dass, ebenso wie die Zellelektrohistologie auf gewisse Fehler und Flüchtigkeiten der Kolloidchemie geführt hat, auch die feinere Kern Elektro-Analyse uns Einrichtungen erklären wird, die wir heute ausserhalb der Zelle im Laboratorium noch nicht kennen oder nicht verstehen.

Eine andere Schwierigkeit, die aber voranzusehen war, ist die widersprechende Färbung tierischer Drüsen. Ist es schon aus der Elektro-Physiologie bekannt, dass Nerven und Muskeln sehr wechselnde elektrische Ladungen aufweisen, so ist dies auch für die meisten Drüsen des Tieres feststehend, einschliesslich der Haut, die sich ja in gewissen Schichten von einer Drüse wenig unterscheidet. Alle diese Gewebe besitzen Einrichtungen, die auf chemische Reize, also Eindringen von Lösungen, mit elektrischen Impulsen oder Strömen antworten. Es war also klar, dass ihre mikroskopische Untersuchung keine einfache Sache ist. Trotzdem haben alle untersuchten Organe im wesentlichen keine Überraschungen gebracht, Niere, Pankreas, Haut, Knorpel, Magen färbten sich nach der Erwartung. In allen diesen Organen haben die Mikrochemiker in ihrer Art die umfassendsten Vorarbeiten geleistet. Die Befunde von Macallum (7), der in Toronto (Canada), ohne es zu bemerken, Kathoden darstellte, sind das genaue Gegenbild von jenen Unnas (8), der in Hamburg durch seine Methode der Sauerstofforte hauptsächlich Anoden in seither nicht übertroffener elektiver Schärfe herausarbeitete. Abgesehen von der obersten toten Hornhautschicht, deren differente Zustände, vielleicht durch Schweißsekretion hervorgerufen, schon in den Unna-Zeichnungen zum Ausdruck gelangen, könnte man die Haut ebenso wie die Pflanzenschnitte als Kontrollpräparat benützen.

Zu den früher bereits veröffentlichten Feststellungen ist nur hinzuzufügen, dass die Drüsengranula in Pankreas und in serösen Drüsen, ferner Arnolds Neutralrot-Granula anodisch sind, wie

alle Elemente, die sich lebend mit diesem Farbstoff in der Himbeerfarbe tingieren.

### **Fettfarbstoffe.**

Dieser Ausdruck ist nicht genau richtig. Auf Grund der neugewonnenen Erkenntnis über Wanderungsrichtungen müssten wir eigentlich sagen: Fettfärbungs-Lösungen. Was wir gewöhnlich Fettfarbstoffe nennen, sind wasserunlösliche, alkohol-lösliche Farben, die eine Neigung zu Fetten und Lipoiden haben. Kürzlich sah ich in einem Vortrag des Pflanzenphysiologen Czapek ein neues Lipoidreagens, den altbekannten Fettfarbstoff Sudan III in einer besonders praktischen Mischung von Pyridin und Amylenhydrat und erkannte in den vorgeführten Projektionen die mir vertrauten Kathoden. Ich prüfte also Sudan III in Alkohol unter dem Laboratoriumsstrom. Er ging, — wie sich herausstellte: ebenso wie alle anderen in Alkohol untersuchten Farbstoffe, — zur Kathode. Auch ein so typischer Anodenfarbstoff wie Gentianaviolett ging im Alkohol zur Kathode. Ebenso wandern alle alkoholgelösten Farbstoffe im Filtrierpapier kathodisch, auch Dahlia, Kongorot und beliebige andere. In den Testobjekten versagen sie manchmal, weil diese wenig Fette enthalten. Der chemische Faktor ist eben auch ein Faktor der mikroskopischen Bilderzeugung, aber nur ein einziger Faktor. Durch Sudan III wurde ich auf die allgemeine Regel der kathodischen Alkohol-farben geführt, die in der Kolloidchemie noch unbekannt ist, obzwar sie aus der niedrigen Dielektrizitätskonstante von Alkohol theoretisch hätte vorausgesehen werden können. Ebenso haben Anilin, Pyridin eine niedrigere Dielektrizitätskonstante als Wasser. Wenn man also mit Grüblerschem Gentianaviolett in Anilin färbt, so bläut sich vorerst alles, die Anoden in der wässrigen, die Kathoden in der Anilinphase. Erst durch Differenzieren mit Wasser treten dann die Anoden elektiv hervor. Wenn Gentiana nicht wasserlöslich wäre, so könnte man es ebenso wie Scharlach R als Fettreagens verwenden. Das Verständnis dieser Zusammenhänge ist für die Histologie deshalb wichtig, weil mit Wasser, Alkohol u. dgl. differenziert wird. Auch wasserfreies Glycerin ist kolloidchemisch nicht so ganz einflusslos, wie es aussieht, man kann manchmal durch Auflösen der Farbstoffe in reinem Glycerin eine Färbung umkehren oder nahezu umkehren.



### Die Kernteilung.

Die Mitose, die elektrisch sehr interessant ist und schon früher zu allerlei elektrischen Hypothesen geführt hat, fällt vor allem auf durch die starke Kathodenladung frischer Mitosen, die in Zwiebelkeimen als viereckige schwarze Zellpakete mit Eisen, Silber oder Kobaltsulfid dargestellt werden können, oder blau mit Berlinerblau. Die Bilder würden von Histologen eher als Niederschläge denn als histologische Differenzierungen bezeichnet werden, ich glaube jedoch, dass auch solche Erscheinungen in den histologischen Beschreibungen und Tafeln nicht fehlen sollten, wenn sie sich regelmässig als Gesetzmässigkeit offenbaren, auch wenn sie dem Schönheitssinn widersprechen. Selbst nach acht-tägiger Formolfixation, die die Kathoden einigermaßen zu schwächen scheint, bleiben sie als undurchsichtige Vierecke auffällig; auf ihre Mitosenatur kann nur indirekt aus Indizien geschlossen werden, da sich innerhalb der Zelle bisher nichts Deutliches mehr hat herausdifferenzieren lassen. Es lässt sich mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit voraussagen, dass Experimentatoren mit mehr Spezialerfahrung und Geschick auf diesem Gebiete neue und wesentliche Tatsachen finden werden, wenn sie sich mit der elektrischen Seite dieser Vorgänge eingehend befassen werden. Allerdings bildet auch ein Meister wie Mac-Callum die Kopulation von Algen mit dicken Niederschlagsflecken ab, ebenso finden sich in M. Heidenhains prachtvollen Vanadium-Hämatoxylin-Bildern des Herzmuskels ganz undurchsichtige Vierecke, denen Heidenhain (10), wenn ich ihn recht verstehe, eine regenerierende Funktion zuschreibt.

### Übersicht der Farblösungen.

Kathoden	Anoden
Erst Eisenchlorid, dann Ferrocyankalium oder Schwefelammon	Methylgrün (grüne Nuance)
Silberniträt im Dunkeln, dann Schwefel- ammonium	Unna R. W. (Rongalitweiss)
Kobalt-Chlorür, dann Schwefelammonium	Giemsalösung (blaue Färbung)
Erst Eisenlösung, dann Hämatoxylin	Unna polychr. Methylenblau (rote Färbung)
Osmiumsäure, Permanganat	Alle Kernfarbstoffe, z. B. Gen- tianaviolett in Wasser



Alle Plasmafärbstoffe in saurer Lösung, die meisten Farbstoffe, auch Kernfarbstoffe, in Alkohol oder in starker Säure, wenn nicht durch Reduktion oder Alkali farblos werdend.	Methylviolett in Wasser
Safranin in Wasser (orangerote Nuance, verblasst bald und wird farblos)	Kresylviolett " "
Neutralrot in Wasser (orange-gelb, bald farblos)	Dahlia " "
Unna-Golodetz N V (Neutralviolettextra, blauer Anteil)	Wollschwarz, Brillantkresyl- blau in Wasser
Pikrokarmin (nicht zu sehr alkalisch) rote Komponente)	Safranin in Wasser (kirsch- rote Nuance)
Alle Farbstoffe in Alkohol, besonders Fett- farbstoffe	Neutralrot in Wasser (him- beerrot)
Pappenheims Methylgrün-Pyronin (in dieser Lösung zweier Anodenfarbstoffe färbt Methylgrün öfter kathodisch)	Unna-Golodetz N V roter An- teil)
Die sauren Farbstoffe in den Dreifarben- gemischen (die Trennung im Filtrier- papier gelingt mir bei Biondi und Tri- acid nicht)	Pikrokarmin (gelbe Kompo- nente)
	Auch saure Farbstoffe wie Fuchsin S in alkalischer Lösung
	Pappenheims Methylgrün-Pyro- nin (Pyronin anodisch)
	Methylgrün in den Dreifarben- gemischen.

### Zusammenfassung.

Durch die Untersuchung der Farblösungen mittels kapillarelektrischer Experimente an eingetauchten Fliesspapierstreifen lassen sich einerseits die kataphoretische Wanderungsrichtung der Farbkolloide oder ihrer Komponenten in dem betreffenden Dispersionsmittel sicherstellen, andererseits an frischen lebenden Schnitten mit den verschiedensten Farblösungen immer wieder übereinstimmend positiv und negativ die positiven und negativen Punkte der Präparate analysieren.

Auch in einige Tage lang mit Formol fixierten Schnitten bleiben die Kathoden ein wenig schwächer, die Anoden sehr scharf erhalten. Bei längerer Fixierung und bei stärkeren und chemisch eingreifenderen Fixationsmitteln wird die Methode unsicher und es ergeben sich Widersprüche. Die Elektro-Differenzierung des Kerns, der lebend nicht gefärbt werden kann, lässt sich nur in den gröbsten Umrissen erkennen, auch feinere Elemente des Plasmas, die nur durch sehr scharfe Fixation und Härtung dargestellt werden, wie die Plasmosomen, lassen ihre elektrische Ladung noch nicht direkt ermitteln.

Zur Ergänzung der Teerfarbstoffe und in lückenloser Übereinstimmung mit ihnen dienen Schwer-Metallsalzlösungen, die später mit Ferrocyankalium oder Schwefelammonium sichtbar gemacht werden. Diese Metalllösungen dürfen nicht mit den Metallimprägnationen der Histologen verwechselt werden, die zwei grundsätzlich verschiedene Methoden zum Inhalte haben, einerseits die elektrolytischen Zerlegungen von Schwermetallsalzen, die Kathoden sichtbar macht, andererseits die Erzeugung von kolloiden Edelmetallsuspensionen, die infolge der anodischen Wanderungsrichtung dieser Kolloide die Kathoden, aber auch die Anoden tingieren.

Als Hauptursache der Färbung manifestiert sich bei lebenden und Gefrierschnitten der elektrische Faktor der Bilderzeugung, ausgenommen gewisse Fälle rein chemischer Niederschläge, beispielsweise vom Typus Gerbsäure-Eisen, Stärke-Jod. Im fixierten Präparat wirkt der elektrische Faktor immer noch an der Bilderzeugung mit, tritt aber anscheinend nach längerer Fixation vor der chemischen Wirkung der Fixationssubstanzen oder der Gewebssubstanzen zurück.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Anmerkung bei der Korrektur: Seit der Niederschrift dieses Manuskripts im Herbst 1919 hat die Fortsetzung der Untersuchungen folgende neue Tatsachen ergeben: Die Chromosomen bei der Kernteilung sind wohl sicher kathodisch. — Es wurden etwa 70 weitere Farbstoffe und Lösungen untersucht, die bei den pflanzlichen Testobjekten ziemlich genau den Regeln der Kolloid-Kataphorese folgten. Wie wenig der chemische Charakter der Stoffe dabei von Einfluss ist, lehren Versuche mit dem chemisch äusserst reaktionsträgen Asphaltlack. Dieser wegen seiner Verbindungsunfähigkeit, bzw. Unangreifbarkeit von den Histologen als Einschlussmittel benutzte Stoff ergibt in Dispersionsmitteln von sehr niedriger Dielektr.-Konstante, z. B. Benzol, recht scharfe Kathodenbilder. — Es ergab sich überhaupt ein so starker Einfluss des Coehnschen Dielektrizitäts-Ladungsgesetzes auf den Ausfall mikroskopischer Lebendfärbungen, dass es notwendig wurde, die Dielektr.-Konstanten der wichtigsten biologischen Substanzen zu bestimmen. Diese Messungen ergaben für Blut und Serum eine überraschend hohe Dielektr.-Konstante: 85 (gegen 81 Wasser). Es ist also klar, dass nach Coehns Gesetz, da so hohe Dielektr.-Konstanten sehr selten sind, in Serum und Blut alle Neutralstoffe sich negativ laden, d. h. zur Anode wandern müssen. Das Schulemann-Phänomen, das wohl auch auf die Alkalität des Serums zurückzuführen ist, hängt offenbar mit dem Coehnschen Gesetz zusammen, dass Stoffe mit höherer Dielektr.-Konstante sich positiv laden gegen Stoffe mit niedrigerer Dielektr.-Konstante. Man erkennt, wie ohne Kenntnis dieses Gesetzes und der einzelnen Dielektr.-Konstanten die mikroskopischen Färbungen

**Literatur.**

1. Schulemann: Dieses Arch. 1912 Bd. 79, Biochem. Zeitschr. 80. Bd. (1917).
2. Fichter-Sahlbom, zitiert nach W. Ostwalds Grundriss der Kolloidchemie. Dresden, Steinknopff.
3. W. Ostwald: Kolloidchem. Studien am Kongorubin. Kolloidchem. Beil. Bd. X. 1919. (Die amerikanischen Untersuchungen sind bisher in Europa nur durch Referate bekannt).
4. Coehn: Ann. der Physik 1898 zitiert nach Coehns Artikel „Strömungsströme“ in Handwörterbuch d. Naturw. Jena 1913.
5. Keller: Kolloid-Zeitschr. Bd. 25, 1919. Bd. 27. 13. 255. 1920.
6. Schmidt (Düsseldorf): Kolloid-Zeitschr. Bd. 24, 1919.
7. Mac Callum: Ergebnisse der Physiologie. Wiesbaden 1911.
8. Unna: Dieses Archiv Bd. 87. Abt. I, 1915, Bd. 90, Abt. I, p. 61. 1917.
9. Keller: Neue Versuche über mikr. Elektr. Nachweis. Wien, Leipzig 1919.
10. M. Heidenhain: Plasma und Zelle. I. Jena 1911.

nicht verstanden werden können. — Eine Zusammenstellung der bisherigen Messungen der Dielektr.-Konstanten von Eiweiss, Globulin, Hämoglobin, Gelatine, Kasein erscheint demnächst in der „Biochemischen Zeitschrift“, eine Übersicht meiner neuen histologischen Ergebnisse erschien kürzlich: „Elektrohistolog. Untersuchungen“, Prager Verlags-Gesellschaft, Prag-Smichow 1920.

Ausgeführt mit Unterstützung der Preuss. Akademie der Wissenschaften  
und der Rhein. Ges. f. wiss. Forschung.

## **Über das Auftreten der elastischen Fasern in der Tierreihe, über das Verhalten derselben in der Wangenhaut bei verschiedenen Menschenrassen und über Bindegewebe und Sprache.**

Von

**P. Schiellerdecker.**

Hierzu Tafel VII—XII.

Die elastischen Fasern entstehen im Bindegewebe, sie finden sich niemals ausserhalb dieses. Wie sie entstehen, darüber herrscht ein alter Streit, der immer noch der sicheren Entscheidung harrt. Für die vorliegende Arbeit brauche ich auf diese Frage nicht einzugehen. Nicht überall aber, wo Bindegewebe vorhanden ist, finden sich auch elastische Fasern. Sie können im Bindegewebe auftreten, sie können in ihm fehlen, warum das eine oder das andere geschieht, darüber weiss man noch nichts, jedenfalls scheinen sie aber erst bei einer bestimmten Entwicklungsstufe des Bindegewebes überhaupt auftreten zu können, denn man vermisst sie bei niederen Tieren und in der frühen embryonalen Entwicklung.

Zum morphologischen Nachweise der elastischen Fasern besitzen wir bekanntlich zurzeit bestimmte spezifische Färbungsmethoden, von denen wohl die mit Orcein und die mit Fuchsin-Resorcin die besten sind. Mit diesen beiden Methoden sind die Fasern bei richtiger Behandlung sehr deutlich sichtbar zu machen, so dass man auch die feinsten Fäserchen klar hervortreten sieht. Es bleibt dann in keiner Weise zweifelhaft, ob und wo elastische Fasern vorhanden sind oder nicht. Welche von diesen beiden Färbungen als die sicherere anzusehen ist, weiss ich nicht. Mir persönlich ist die Methode mit Fuchsin-Resorcin lieber und ich halte sie jedenfalls für sehr zuverlässig. Ich will damit aber durchaus nicht sagen, dass die Orceinmethode weniger sicher ist. Ich habe jedenfalls mit Fuchsin-Resorcin sehr viel gearbeitet

und bin sehr zufrieden damit. Die in dieser Arbeit festgestellten Ergebnisse beruhen alle auf Präparaten, die mit dieser Methode hergestellt worden sind. Wenn man so viele Erfahrungen mit einer Methode gesammelt hat, dann ist es nur natürlich, dass man zu derselben auch Zutrauen hat. Wohl fast von allen Präparaten, die ich bei meinen Muskel- und Hautarbeiten untersucht habe, sind jedesmal einige Schnitte auch für elastische Fasern hergestellt worden. Zuerst habe ich Orcein verwendet, dann zur Kontrolle noch ausserdem Fuchsin-Resorcin und dann bin ich ganz zu diesem letzteren übergegangen, bei gleichzeitiger Kernfärbung mit Karmin. Diese letztere glückt nicht immer in der nötigen Güte, aber meistens. Bevor man die jetzigen, so bequemen spezifischen Färbungen kannte, stellte man bekanntlich die elastischen Fasern durch Behandlung der Schnitte oder Zupfpräparate mit Essigsäure oder verdünnter Kalilauge dar. Man sah die Fasern auch mit diesen Methoden, aber diese liessen sich nur an chemisch unveränderten Geweben ausführen und sind für unsere heutigen schönen Schnittpräparate nicht mehr brauchbar. So sind wir jetzt gänzlich auf die spezifische Färbung angewiesen. Findet man bei diesen Färbemethoden ungefärbte Fasern, die durch Verlauf und starkes Lichtbrechungsvermögen an elastische Fasern erinnern, aber keine gefärbten, so kann man einen solchen Befund als beachtenswert hervorheben, aber man kann nicht behaupten, „wirkliche elastische Fasern“ gefunden zu haben, zu diesen gehört eben auch die Eigenschaft, sich spezifisch zu färben. Es kann sich in solchen Fällen vielleicht um Fasern handeln, die schon ähnliche physikalische Eigenschaften besitzen wie die „elastischen Fasern“, und die vielleicht eine Vorstufe bilden, aber wirkliche elastische Fasern sind es nicht, und ob sie wirklich eine Vorstufe darstellen, weiss man auch nicht, man kann es nur annehmen. Will man das tun, so mag man sie als „präelastische Fasern“ bezeichnen, muss sich aber darüber klar bleiben, dass diese Bezeichnung nur auf einer Annahme beruht. Man spricht ja auch von „präkollagenen“ Fasern, ohne die Sicherheit zu haben, dass diese später wirklich zu „kollagenen“ Fasern werden, was sogar in vielen Fällen recht unwahrscheinlich ist, da sie bei vollkommen erwachsenen Tieren und Menschen und bis ins Alter hinein vorkommen. Da scheint es mir richtiger zu sein, eine weniger deutende, mehr neutrale

Bezeichnung zu wählen, wie ich das auch in meinen Muskelarbeiten, in denen ich diese verschiedenen Bindegewebsfasern auch beschrieben habe, getan habe. Es ist ja sehr gut möglich, dass diese beiden Faserarten auch in sonstigen Eigenschaften noch wesentlich verschieden voneinander sind, man weiss darüber noch nichts oder wenigstens nur sehr wenig. Ich bin zuerst in meiner Zwerchfellarbeit (1911) auf diese beiden verschiedenen Arten des Bindegewebes näher eingegangen, nachdem ich sie in früheren Arbeiten schon erwähnt hatte. Als spezifische Färbung für das Bindegewebe habe ich seit langer Zeit die Calleja-Färbung benutzt. Durch diese treten die Fibrillenbündel sehr deutlich blaugrün gefärbt hervor. Die durch Karmin gefärbten Kerne heben sich sehr scharf von dieser Grundfarbe ab. Nun färben sich aber in den Muskeln nicht alle Fibrillenbündel so, sondern nur die, welche in den grösseren Septen zwischen den Muskelbündeln liegen, mitunter auch noch solche in den kleineren Septen, die aber, welche die einzelnen Muskelfasern umgeben, färben sich niemals in dieser Weise; nehmen sie überhaupt einen Farbenton an, so ist es ein leicht rötlicher, vom Karmin herrührender, sonst erscheinen sie ungefärbt, und da die Fibrillenbündel in diesen Abschnitten des Bindegewebes sehr zart sind, so erscheint das Gewebe mehrenteils fibrillenlos, denn der rötliche Farbenton gehört auch nicht speziell den Fibrillen an, sondern erscheint mehr diffus in dem ganzen Gewebe. Ich hatte daher in meinen ersten Muskelarbeiten dieses Gewebe als „fibrillenlos“ bezeichnet, weil es gewöhnlich so erschien, doch war dieser Ausdruck, wie ich bald fand, nicht richtig, da Fibrillen vorhanden waren, die sich durch Silber sehr schön darstellen liessen. Durch Silber lassen sich auch die Fibrillen darstellen, welche sich bei der Calleja-Färbung blaugrün färben, aber nicht ganz so gut und gewöhnlich in einem etwas anderen mehr rötlichem Farbentone als jene ersteren. Also auch bei dieser Methode besteht ein Unterschied. Ich bezeichnete den Teil des Bindegewebes, der sich mit der Calleja-Färbung nicht färbte, daher als „argentophiles“ Bindegewebe. Ich hob als weiteren und wesentlichen Unterschied hervor, dass das „argentophile“ Bindegewebe das wichtigste sei, da es die Ernährung der Muskelfasern allein besorge, während in dem anderen Bindegewebe nur die grösseren Gefässe verlaufen. Da dies letztere also im wesentlichen eine



„Stützfunktion“ besitzt, indem es die Muskelbündel zusammenhält und so den Aufbau des Muskels ermöglicht, bezeichnete ich es als „fulkrales“ Bindegewebe im Gegensatze zu dem anderen, das der Ernährung vorsteht und daher den Namen „nutritives“ erhielt. Dieses letztere war also gleichzeitig „argentophil“. Nun sind ja funktionelle Benennungen, wenn auch oft charakteristisch und interessant, doch immer ungünstig zur Bezeichnung von Unterschieden, die im wesentlichen morphologischer Natur sind. Es ist nur oft recht schwer, für solche Unterschiede möglichst neutrale und doch auch wieder charakteristische Bezeichnungen zu finden. Ich habe mir die Sache noch weiter überlegt und glaube, das einfachste würde sein, nur auf die Färbbarkeit Rücksicht zu nehmen und daher, mit Bezug auf das Verhalten gegen die spezifische Calleja-Färbung, zu sprechen von einem „chromophilen“ und einem „chromophoben“ Bindegewebe oder auch einfach deutsch von einem „färbbaren“ und einem „nicht färbbaren“ Bindegewebe. Die fremdsprachigen Ausdrücke sind für solche Bezeichnungen durchschnittlich deshalb günstiger, weil sie sich von der sonstigen Sprache schärfer abheben. Ich würde also vorschlagen zu unterscheiden: ein „chromophiles“ oder „färbbares“ oder „fulkrales“ Bindegewebe, und ein „chromophobes“ oder „nicht färbbares“ oder „argentophiles“ oder „nutritives“ Bindegewebe. Dieses letztere würde dasselbe sein, das man sonst auch als „Gitterfasern“ oder als „präkollagenes“ Bindegewebe bezeichnet hat. Diese beiden letzten Ausdrücke erscheinen mir nicht passlich: über „präkollagen“ habe ich oben schon gesprochen, und der Ausdruck „Gitterfasern“ passt in vielen Fällen garnicht mehr zu dem, was man sieht. Diese beiden Bindegewebsarten sind ja weit im Körper verbreitet, und daher ist die ganze Sache nicht unwichtig. Die von mir vorgeschlagenen Bezeichnungen sind ganz objektiv gewählt und möglichst neutral; über die Unterschiede zwischen den beiden Abteilungen des Bindegewebes müssen weitere Untersuchungen erst noch Klarheit schaffen. Da das „chromophobe“ Bindegewebe überall ganz besondere Funktionen zu erfüllen zu haben scheint, so namentlich der Ernährung vorsteht, muss die genauere Feststellung der Unterschiede als wesentlich bezeichnet werden. Als diese Arbeit schon im Drucke war, kam mir die Arbeit von Rio-Hortega (1916) zu Gesicht, der auch mit Silbermethoden

(Modifikationen der Tannin-Silbermethode von Achúcarro) das Bindegewebe gefärbt hat und dieselben beiden Arten desselben unterscheidet wie ich. Er nennt das „chromophobe“ Gewebe: „la reticulina“ und bezeichnet das „chromophile“ einfach als „haces colágenos“ (kollagene Bündel). Auch er hat gefunden, daß das erstere sich mit Silber dunkelbraun bis schwarz, das letztere mehr rötlich färbt, und hält es ebenfalls für wichtig, die beiden Bindegewebsarten zu unterscheiden. Das ist also eine willkommene Bestätigung dessen, was ich hier ausgeführt habe. Nicht unwichtig ist es, dass elastische Fasern sich in beiden Abteilungen des Bindegewebes finden, also auch bilden können. Wenn die elastischen Fasern im Muskel nur in geringer oder sogar sehr geringer Menge vorhanden sind, wie das vielfach vorkommt, dann finden sie sich nur im „chromophilen“ Teile, ev. nur an solchen Stellen der Septen, die besonders breit sind, an denen dann meist auch Blutgefäße liegen. Sie finden sich in solchen Fällen in der weiteren Umgebung dieser, ohne aber irgendwie von ihnen abhängig zu sein. Ist der Muskel reich an elastischen Fasern, dann liegen nicht nur viele in den fulkralen Septen, sondern auch in dem „chromophoben“, „nutritiven“ Bindegewebe und umspinnen in diesem direkt die einzelnen Muskelfasern. Es besteht also in Bezug auf die Bildung oder noch neutraler ausgedrückt, auf das Vorkommen der elastischen Fasern, wenigstens was die Muskeln anlangt, doch der Unterschied zwischen den beiden Abteilungen des Bindegewebes, dass die elastischen Fasern am ersten und leichtesten sich in grösseren Mengen des „chromophilen“, dann in geringeren Mengen dieses, und dann schliesslich erst in dem „chromophoben“ Bindegewebe finden. In meiner Arbeit über den Rectus oculi superior (1909, S. 31) habe ich die Beobachtung mitgeteilt, dass die elastischen Fasern bei diesem Muskel, der ungewöhnlich reich an ihnen ist, von aussen her, von dem Perimysium externum aus, in den Muskel hineinwachsen. Beim Neugeborenen fehlten die elastischen Fasern in diesem Muskel nicht nur zwischen den einzelnen Muskelfasern, sondern auch teilweise in den grösseren Septen noch vollständig. Wie rasch die Durchwachsung des Muskels bei der weiteren Entwicklung vor sich geht, konnte ich an meinem Materiale damals nicht

feststellen. Diese Beobachtung des Hereinwachsens der elastischen Fasern von aussen her scheint mir sehr wichtig zu sein. Sie lässt folgende Deutungen zu; 1. die Entstehung der elastischen Fasern im Bindegewebe setzt einen gewissen Reifezustand des Bindegewebes voraus. Dieser Reifezustand tritt bei dem Muskel in dem Perimysium ext. früher ein als in den inneren Teilen und schreitet nach innen zu fort. Da wir nun aber zahlreiche Muskeln finden, bei denen, auch im erwachsenen Zustande, im Inneren keine elastischen Fasern vorhanden sind, so müsste man annehmen, dass in zahlreichen Fällen dieser Reifezustand von dem Perimysium internum resp. grösseren Teilen desselben niemals im Leben erreicht wird. Diese Annahme ist daher recht unwahrscheinlich. 2. Die elastischen Fasern entstehen zuerst im Perimysium externum und wachsen von da aus ins Innere hinein in der Weise, dass sie sich immer weiter verlängern. Es würde sich dann also um einen Vorgang handeln, bei dem die aussen vorhandenen Fasern sich allmählich aus eigener Kraft weiter in das Innere hinein verlängern, gleichsam neue Teile ankristallisieren. In diesem Falle müsste man annehmen, dass ein Reiz dazu von aussen her einwirkt, und dass dieser Reiz zu einer bestimmten Zeit der Entwicklung zu wirken aufhören kann, denn man findet ja viele Muskeln, bei denen die elastischen Fasern im Inneren des Muskels fehlen. Von einem solchen Wachstumsreize weiss man aber nichts, und sein Aufhören während der Entwicklung würde sehr merkwürdig sein. 3. Die Entstehung der elastischen Fasern im Bindegewebe hängt nicht nur von dem Reifezustande dieses ab, sondern ausserdem von bestimmten Einwirkungen anderer Gewebe auf das Bindegewebe. Solche Einwirkungen könnten wohl am ersten durch die „innere Ausscheidung“ der Gewebe herbeigeführt werden. Damit würde sich auch das Auftreten der Fasern im Muskel erklären lassen. Aus meinen Muskeluntersuchungen hat sich bisher schon deutlich ergeben, dass die Menge des elastischen Gewebes in einem Muskel abhängig ist von der Eigenart dieses. In meiner Arbeit über die Froschmuskeln (1911, S. 383) habe ich das besonders hervorgehoben. Für diese Eigenart spricht ja auch der Umstand, dass die Kernfaser-Verhältnisse für jeden Muskel ganz bestimmte sind, abweichend von den sonstigen Muskeln. Dass sich das Bindegewebe und das Muskelgewebe in einem Muskel gegenseitig beeinflussen müssen, geht auch schon aus der Beob-

achtung in meiner ersten Muskelarbeit (1903) hervor, nach der ich eine Symbiose zwischen den beiden annahm. Diese spezifische Eigentümlichkeit des Muskels wird während der Entwicklung erst allmählich erreicht, daher tritt das elastische Gewebe in einem Muskel nicht gleich von vornherein, sondern erst allmählich, während der Entwicklung hervor und erreicht seine völlige Ausbildung erst zugleich mit der Ausbildung des Muskels. Man wird nun annehmen dürfen, dass der Einfluss der spezifischen Beschaffenheit des Muskels sich am stärksten in seinem Inneren geltend machen wird, also in Bezug auf das Perimysium internum. Für das Perimysium externum und auch für die grösseren Septa im Muskel, die von diesem ausgehen, werden andere Einwirkungen von grösserer Bedeutung sein können. Daher dann vielleicht die Erscheinung, dass man an besonders breiten Stellen der Septa, so an Knotenpunkten, um die hier liegenden verhältnismässig grossen Blutgefässe elastische Fasern auftreten sieht, während sie sonst fehlen. Die Fasern gehören sicher nicht zur Adventitia des Gefässes, aber es ist denkbar, dass sie durch seinen Einfluss auf das Bindegewebe entstanden sind. Diese Betrachtungen gelten selbstverständlich nicht nur für den Muskel, sondern für alle Organe, in denen Bindegewebe mit anderen Gewebsarten zusammenliegt. Wir sind aber leider noch weit davon entfernt, in jedem Falle sagen zu können, durch den Einfluss welchen Gewebes das Bindegewebe zur Bildung der elastischen Fasern veranlasst worden ist. Es macht ja auch den Eindruck, als ob mechanische Einflüsse, so namentlich Zug, mitunter eine solche Veranlassung sein können. Wie überall, so sind eben auch hier die eigentlichen Ursachen des Geschehens noch unbekannt.

Bei den Muskeln habe ich auch deutliche individuelle Verschiedenheiten nachweisen können; derselbe Muskel verhält sich daher bei verschiedenen Menschen auch in Bezug auf die Ausbildung der elastischen Fasern verschieden. Auch das ist verständlich, sind doch selbstverständlich die sämtlichen Gewebe eines Menschen anders gebaut als die eines anderen. Daraus folgt dann natürlich, dass auch die Einwirkung des Muskels auf das Bindegewebe individuell schwanken muss.

Zur Erklärung dieser individuellen Unterschiede würde es auch noch möglich sein, anzunehmen, daß der eine Mensch ein Bindegewebe besitzt, in welchem sich im ganzen mehr

elastische Fasern zu bilden vermögen als in dem eines anderen Menschen. Auch das würde möglich sein, doch habe ich es an meinem Materiale bisher nicht untersuchen können.

Für eine Entstehung der elastischen Fasern aus besonderen Zellen habe ich niemals irgendwie beweisende Bilder gesehen. Meiner Meinung nach entstehen sie in der Grundsubstanz des Bindegewebes unter dem Einflusse der Bindegewebszellen, resp. wie wir eben gesehen haben, unter weiterer Beeinflussung von anderen Geweben, welche zu dem Bindegewebe in symbiotischer Beziehung stehen, so von dem Muskelgewebe aus.

Nicht unwichtig für das Verhalten der beiden Bindegewebsabteilungen ist auch die Beobachtung, die ich bei den Vögelmuskeln hervorgehoben habe, dass der Kernreichtum des Bindegewebes bei den verschiedenen Muskeln ein sehr verschiedener sein kann, und dass diese Eigentümlichkeit sich dann in beiden Bindegewebsabteilungen ausgesprochen findet (1913, S. 507).

Dass die elastischen Fasern in Bezug auf ihre Entstehung von den Bindegewebszellen abhängig sind, dafür spricht auch, dass sie ausschliesslich innerhalb des Bindegewebes vorkommen, wie ich das anlässlich meiner Gefässarbeiten ausgesprochen habe (ich 1896 und Grünstein 1896), natürlich auch innerhalb von Knorpel und Knochen, die ja zum Bindegewebe gehören. v. Ebner (1902, S. 653) teilt diese Ansicht allerdings nicht, ich muss aber doch auf derselben beharren.

Wir haben also gesehen, dass man im Bindegewebe das „chromophile“ und das „chromophobe“ Bindegewebe unterscheiden kann, bei dem elastischen Gewebe vielleicht ein „elastisches“ und ein „präelastisches“ Gewebe. Nun liegen die Verhältnisse für das Bindegewebe und für das elastische Gewebe allerdings etwas verschieden: bei dem Bindegewebe kommen die beiden Abteilungen gleichzeitig in demselben Organe unmittelbar nebeneinander vor, sie gehen direkt ineinander über. Bei dem elastischen Gewebe dagegen findet man die beiden Arten des sich „färbenden“ und des sich „nicht färbenden“ Gewebes nicht in demselben Organe, auch nicht in demselben Tiere, sondern nur bei ganz verschiedenen Tieren. Wenigstens scheint das so nach den vorliegenden Mitteilungen zu sein. Hier könnte man also schon eher das eine als eine Vorstufe des anderen betrachten. Immerhin würde in einer solchen



Bezeichnung, wie „präelastisches Gewebe“, schon eine ausgesprochene Deutung liegen, und da man über die sonstigen Verschiedenheiten der beiden Gewebsarten noch nichts weiss, so würde ich auch in diesem Falle eine möglichst neutrale Bezeichnung für die beste halten, und daher würde ich vorschlagen, auch die beiden Arten des elastischen Gewebes einfach als „chromophil“ oder „färbbar“ und als „chromophob“ oder „nicht färbbar“ zu bezeichnen, ganz entsprechend den oben vorgeschlagenen Ausdrücken für das Bindegewebe, immer natürlich in Bezug auf eine ganz bestimmte spezifische Färbung. Dazu kommt, dass man für das elastische Gewebe auch Altersstufen kennt, die durch Färbung nachweisbar sind und nach Unna sich außerdem in der Haupteigenschaft, der Elastizität, sich wesentlich abweichend verhalten, da die Fasern im höheren Alter brüchig werden. So würde man dann für das elastische Gewebe gegebenenfalls drei Entwicklungsstufen kennen: 1. die „präelastische“, 2. die Stufe der „vollen Entwicklung“, die „elastische“, und 3. eine Involutionsstufe, die „postelastische“, welche zum Zerfalle führen würde. Alle würden durch spezifische färberische Eigenschaften voneinander getrennt sein. Das würde nach dem Gesagten bei dem Bindegewebe anders sein. Nun habe ich aber oben betont, dass das elastische Gewebe von dem Bindegewebe durchaus abhängig ist. Man würde daher annehmen müssen, dass diesen Änderungen des elastischen Gewebes solche des Bindegewebes, in dem es liegt, entsprechen. Dass das der Fall sein wird, ist mir auch sehr wahrscheinlich. In einer vor kurzem erschienenen Arbeit (1917) habe ich mich auch für die Altersveränderungen in diesem Sinne ausgesprochen; was die jugendlichen Zustände anlangt, so werde ich in der vorliegenden Arbeit auf sie noch zu sprechen kommen.

Was die Zeit der ontogenetischen Entstehung der elastischen Fasern anlangt, so verdanken wir Röthig (1909) eine Zusammenstellung darüber für Amphibien, Vögel, Säuger und Mensch. Was den Ort und die Zeit des Auftretens der elastischen Substanz anlangt, so sind nach Röthig fast alle Forscher einig in der Annahme einer Beziehung zum Gefäßsysteme, und auch ihre zeitlichen Angaben differieren wenig. Es geht aus dieser Zusammenstellung hervor, dass die elastische Substanz im ganzen spät entsteht.



Da aus der Ontogenese hervorgeht, dass die elastische Substanz besondere Beziehungen zu den Blutgefässen besitzt, so lag es nahe, auch für die phylogenetische Entstehung derselben die Untersuchung der Blutgefässe zu wählen. Nach dieser Richtung liegen sehr eingehende und umfassende Untersuchungen von Argaud vor (1908 und 1909). Dieser Forscher spricht sich (1909, S. 211) dahin aus, dass bei den Mollusken noch keine wahre elastische Substanz vorhanden ist. Man findet wohl eine Substanz, die alle „caractères physiques“ der elastischen Substanz besitzt, die sich aber nicht färbt. Die Intima besteht bei diesen Tieren nur aus einem Endothel und aus einer Schicht, welche einer Limitans int. entspricht, aber sich nicht spezifisch färbt. Bei *Arion rufus* beschreibt Argaud (1908, S. 415 ff.) nur das Endothel, bei *Eledone moschata* (1908, S. 418--421) auch diese die Limitans ersetzende „lame hyaline, réfringente, qui en possède les caractères optiques, mais non l'affinité pour les colorants électifs.“ Auch in der Adventitia kann man, besonders durch Zerpulung, feine, hyaline, stark lichtbrechende, verästelte und anastomosierende Fasern darstellen, ähnlich wie die elastischen, die sich aber nicht färben. Argaud hebt hierbei hervor, dass nach den Untersuchungen von Aschoff (1892) die erste Anlage der *Elastica interna* beim sehr jungen menschlichen Embryo in der Form einer hyalinen Membran auftritt. Er wirft dabei die Frage auf, ob diese hyaline Membran der Säugerembryonen wohl phylogenetisch der der Mollusken entsprechen könnte.

Ich selbst habe *Sepia officinalis* untersucht, aber nirgends färbbare elastische Fasern finden können. Auf die Feststellung der nicht färbbaren habe ich keinen Wert gelegt, da sie an Schnittpräparaten einmal schwer nachweisbar sind und dann auch für diese Arbeit nicht in Betracht kamen, weil sie eben nicht als wirkliche elastische Fasern anzusehen sind. Sowie man aber das Merkmal der Färbbarkeit aufgibt, beginnt eine sehr grosse Unsicherheit für den Nachweis von entsprechenden Fasern, die ja ausserdem noch als „wirklich elastische“ nicht anzusehen sein würden wegen des Fehlens der Färbung und da man über ihre sonstigen Eigenschaften überhaupt nichts Näheres weiß.

Wetekamp (1915) führt sodann in seiner eingehenden Arbeit über *Anodonta cellensis* an, dass man bei diesem Tiere in der Typhlosolis ausser den Bindegewebsfasern noch eine andere

Art von Fasern finde, die als elastische angesprochen werden müssen. Sie seien ihrer Natur nach schon von Kollmann (1877) erkannt worden. Nach Wetekamp findet sich in der ganzen Typhlosolis und auch in dem fibrillären Bindegewebe am Magen eine nicht geringe Anzahl von elastischen Fasern, die sich nach der Weigertschen Färbung deutlich als dunkle Linien abheben und mit Bindegewebsfibrillen nicht verwechselt werden können. Die elastischen Fasern durchkreuzen sich wie die Bindegewebsfibrillen nach allen Richtungen, gegen die Grenzschicht hin werden sie zahlreicher und liegen auch mehr in einer Ebene. In der Grenzschicht bilden sie ein dichtes Netzwerk, so dass diese, bei schwacher Vergrößerung gesehen, fast nur aus elastischen Fasern zu bestehen scheint und sich als dunkles Band unter dem ganzen Darmepithel hinzieht. So wird der ganze Darm in ein elastisches Netzwerk eingehüllt.

Diese so klaren Angaben von Wetekamp veranlassten mich, die Typhlosolis und den Darm überhaupt von *Anodonta* und *Unio* zu untersuchen. Es handelte sich um Exemplare, die in Alkohol konserviert worden waren. Sie waren scheinbar gut erhalten. Ich habe nun bei wiederholten Färbungsversuchen weder bei *Anodonta* noch bei *Unio* auch nur eine Spur einer Färbung finden können, obwohl die Färbungsversuche mit grösster Sorgfalt ausgeführt wurden. Es würde mir sehr wichtig gewesen sein, die Fasern zu finden. Bindegewebsfärbung nach Calleja gelang sehr gut. Ich kann daher nur sagen, dass meiner Erfahrung nach elastische Fasern bei *Anodonta* und *Unio* nicht vorkommen — auch an anderen Stellen der Tiere wurden nirgends solche gefunden. Der Gegensatz zwischen meinen Befunden und denen von Wetekamp bleibt mir vorläufig unerklärlich, ich kann mich aber natürlich nur auf meine Befunde stützen. Zugrunde gegangen infolge von schlechter Konservierung konnten die Fasern selbstverständlich nicht sein, denn, wie schon angegeben, war die Konservierung ganz gut, und dann sind ja elastische Fasern gerade auch reichlich widerstandsfähig.

Bei den Cyclostomen (*Petromyzon marinus*) hat Argaud (1908, S. 423—424) keine elastischen Fasern durch Färbung nachweisen können, aber auch nicht einmal die die *Elastica* int. ersetzende hyaline Schicht.

Ich selbst habe bei meinen Muskeluntersuchungen bei

*Petromyzon fluviatilis* (1911) in sehr zahlreichen Präparaten nirgends elastische Fasern, weder in Gefäßen noch sonst irgendwo nachweisen können. Diese Befunde bei *Petromyzon* bildeten eigentlich die Ursache für die vorliegende Arbeit, die sich dann allmählich mehr und mehr auswuchs, wie das ja so häufig der Fall ist. Ich habe dieses Fehlen der elastischen Fasern in meiner damaligen Arbeit auch hervorgehoben. Nur an einer Stelle in dem Tiere fand sich ein Gewebe, das wohl an elastisches erinnerte, nämlich um die Chorda herum. Diese „Elastica“ der Chorda ist ja seit langem bekannt, ich verweise dieserhalb auch auf Klaatsch (1893a). Dieser leitet die Elastica ab von der „skeletoblastischen“ Schicht, also vom Bindegewebe. Er sagt hierüber (1893a, S. 674):

„Dass dem Cuticularskelet von *Amphioxus* elastische Eigenschaften zukommen, darf wohl angenommen werden, und dass gerade die perichordalen Teile solche ebenfalls enthalten werden, ist keine unberechtigte Vermutung. In Vergleichung mit den Zuständen bei den höheren Wirbeltieren wird also eine noch fehlende Sonderung der elastischen Teile von denen des Bindegewebes beim *Amphioxus* zu konstatieren sein. Damit verliert auch der Umstand, dass beim *Amphioxus* eine Elastica noch nicht ausgeprägt ist, sein Auffallendes. Man wird sich vorzustellen haben, dass bei den bedeutenden Umwandlungen, die aus dem *Amphioxus*stadium den Urzustand der kranioten Fische hervorgehen liessen, eine Lokalisierung der elastischen Substanz in der skeletoblastischen Schicht erfolgte, welche teils zur Entstehung elastischer Bänder, teils zur Bildung einer elastischen Umhüllung der Chordascheide führte. Somit wird auch von dieser Seite her die im vorigen Kapitel verteidigte Ableitung der Elastica von der skeletoblastischen Schicht gestützt.“

Bütschli (1910) spricht sich allerdings folgendermassen aus (S. 179):

„Die Entwicklung der Chordascheide beginnt überall mit der Abscheidung einer recht dünnen kutikularen Hülle, der Elastica externa. Unter dieser bildet sich aber bald eine viel dickere, häufig sogar sehr mächtige Lage, welche ebenfalls von dem Chordaepithel ausgeschieden wird, die sogenannte Faserscheide. Diese Lage fehlt daher den Acraniern wahrscheinlich noch völlig.“

Dass das elastische Gewebe in dem fibrillären Bindegewebe zu entstehen vermag und in ihm auch in der weit überwiegenden Anzahl von Fällen entsteht, ist sicher. Wenn es ausserdem noch als eine kutikulare Abscheidung der Chordazellen entstehen sollte, so würde das eine zweite Art der Entstehung sein, die aber prinzipiell von der ersten nicht abweichen würde, da ja auch das

Chordagewebe, vielleicht wenigstens, als zum Bindegewebe gehörig anzusehen ist. Diese Art der Entstehung würde der entsprechen, welche wir bei den Blutgefässen finden, bei denen die *Elastica interna* der Arterien von dem Endothel abgeschieden werden kann, wie das Baumgarten (1903) gefunden hat. Es bleibt hiernach also nur fraglich, ob die *Elastica chordae* als ein Abscheidungsprodukt der Chordazellen anzusehen ist oder ob sie unter deren Einflusse in dem skeletoblastischen Gewebe entstehen würde, im Bindegewebe würde sie jedenfalls gebildet werden.

Bei *Amphioxus* habe ich, wie ich hier gleich bemerken will, von elastischen Fasern gar nichts gefunden. Das stimmt mit der soeben mitgeteilten Ansicht von Klaatsch überein, dass bei diesem Tiere eine Sonderung der elastischen Teile von denen des Bindegewebes noch fehlt.

Was *Petromyzon fluviatilis* anlangt, so ist die „*Elastica*“ sehr deutlich ausgeprägt. Es ist eine zusammenhängende Haut, in der starke Fasern der Länge nach an der Chorda herunterziehen und in der deutliche, unscharf begrenzte Öffnungen in ziemlich regelmässiger Anordnung und in ungefähr derselben Grösse in reichlicher Menge vorhanden sind. Diese Membran färbt sich mit Fuchsin-Resorcin, aber der Farbenton ist ein ganz eigenartiger, ein Rosa mit ganz leicht bläulichem Einschlage, ein helles Violett, wie Fig. 1 auf Tafel VII das Bild möglichst naturgetreu wiedergibt. Es ist dies nicht der Farbenton, den die elastischen Fasern bei den höher als *Petromyzon* stehenden Tieren zeigen, bei diesen sind die Fasern ganz dunkel schwarzblau. Ich möchte aus dieser Beobachtung schliessen, dass bei *Petromyzon* sich in der „*Elastica*“ der Chorda wohl ein Gewebe findet, das seiner Erscheinung nach dem elastischen Gewebe der höheren Tiere ähnlich ist, dass dasselbe aber die Fähigkeit noch nicht besitzt, sich ebenso zu färben, wie das letztere. Wie seine sonstigen Eigenschaften sind, ob es schon denselben Grad von Elastizität besitzt, wie das richtige elastische Gewebe usw., das ist noch unbekannt. In dem übrigen Körper von *Petromyzon*, in den Blutgefässen, zwischen den Muskeln, in der Haut sind aber auch selbst derartige rosa-violett gefärbte Fasern nicht nachweisbar. Die Umgebung der Chorda-

scheide ist also die einzige Stelle, die geeignet ist, ein solches Gewebe entstehen zu lassen. Bei *Amphioxus* entsteht es an dieser Stelle noch nicht. Bei *Petromyzon* ist auch noch kein „wahres“, kein „ausgebildetes“, elastisches Gewebe vorhanden, sondern ein Gewebe, das ihm schon nahe zu stehen scheint. *Petromyzon* besitzt aber schon deutlich gefärbtes, fukrales, chromophiles Bindegewebe, ebenso wie schon *Amphioxus*. Auch bei den höheren Wirbellosen, wie *Anodonta*, *Unio* und *Sepia*, ist dieses durch seine Färbung schon deutlich zu erkennen. Das verhältnismässig frühe Auftreten dieses Bindegewebes in der Tierreihe, phylogenetisch, entspricht dem frühen Auftreten desselben ontogenetisch beim Menschen.

Wenn Argaud (1909, S. 211) sagt:

„2. La substance élastique fait aussi défaut chez les Cyclostomes. Elle n'apparaît dans la série des Vertébrés, qu'avec les Sélaciens“,

so bezieht sich dieser Ausspruch, wie das bei seiner Arbeit ja auch natürlich ist, nur auf die Arterien, welche allein er untersucht hat.

Die *Elastica* der *Chorda* bei *Petromyzon* besitzt nun, nach dem, was ich gesehen habe, einen recht eigenartigen Bau. Ich verweise hier wieder auf die Fig. 1 auf Taf. VII. Sie besteht einmal aus der rosa-violett gefärbten Grundsicht, in der eine grosse Anzahl von feinen Fasern, einander parallel laufend, liegen und in der sich auch jene oben erwähnten Lücken befinden, die schon von anderen Autoren beschrieben sind. Diese Lücken oder Öffnungen erscheinen dadurch sehr eigenartig, dass sie durchaus unscharf begrenzt sind. Die Löcher, welche man in sonstigen gefensterten, elastischen Membranen finden kann, sehen in dieser Beziehung ganz anders aus, sie zeigen stets eine scharfe und ganz deutliche Umgrenzung. Es ist von den bisherigen Beobachtern angegeben worden, dass durch diese Lücken andere Teile hindurchtreten sollen, ich habe darüber keine Erfahrungen. Die feinen Fasern hören am Rande der Lücken auf, so dass man dadurch nach oben und unten hin, wenigstens mitunter, eine schärfere Begrenzung erhält. Über diese Grundsicht hin verlaufen nun, deutlich in einem anderen Niveau, eine grosse Anzahl von dickeren Fasern,



welche dunkler gefärbt sind, aber durchaus nicht so gefärbt erscheinen, wie es bei höheren Tieren die elastischen Fasern sind, sondern nur einen etwas dunkleren rosa-violetten Farbenton besitzen als die Grundsicht mit ihren feineren Fasern. Diese dickeren Fasern ziehen auch mitunter deutlich über die hellen Lücken hinweg. Sowohl das Aufhören der feinen Fasern an den Lücken, wie auch das Herüberziehen der dickeren ist an ein paar Stellen auf der Abbildung zu sehen. Sehr merkwürdig ist nun das Verhalten der beiden Faserarten an der Schnittstelle dieser elastischen Schicht, wie es an der rechten oberen Ecke der Abbildung dargestellt worden ist. Die dicken Fasern ziehen hier deutlich noch eine Strecke weit über den Schnittrand der violetten Schicht hinüber fort. Man kann dabei erkennen, dass sie sich aus feineren Fasern zusammensetzen, welche durch eine violette Substanz miteinander verbunden sind. An manchen Stellen kann man erkennen, dass diese feinen Fasern sich noch etwas weiter fortsetzen, nachdem die violette Substanz aufgehört hat. Diese dicken Fasern scheinen also eigentlich Bündel aus wenigen feinen Fasern zu sein, welche durch eine hier violett gefärbte Substanz zusammengehalten werden. Vielleicht ist diese Substanz dieselbe wie die der Grundsicht, und erscheint nur dunkler, da sie in dem Bündel eine grössere Dicke besitzt. Aber auch recht feine Fasern sieht man mitunter fast ungefärbt noch ein Ende über die Grenze der violetten Schicht hervorragen. Will man sich diese eigentümlichen Bilder erklären, so bleibt einem nichts weiter übrig, als anzunehmen, dass die *Elastica* besteht: aus einer rosa-violett gefärbten Grundsicht, die ausserordentlich dünn ist, aus einer Schicht von feinen Fasern, die dieser Schicht aufgelagert oder vielleicht teilweise eingelagert sind, und endlich drittens aus feinen Faserbündeln, die als dicke Fasern erscheinen, und noch wieder über dieser Schicht von feineren Fasern liegen. Es ist das ein sehr merkwürdiger Bau, ich habe ihn beschrieben, wie er mir bisher erschienen ist, nähere Untersuchungen über diesen Bau habe ich aber nicht angestellt, da diese Arbeit ja ganz anderen Zwecken dienen sollte.

Von den Knorpelganoiden habe ich junge Exemplare von Stör (*Acipenser sturio*) und Sterlet (*Acipenser ruthenus*)



untersucht. Bei beiden sind gut ausgebildete elastische Fasern und zwar, wie es scheint, meist recht feine, in schöner dunkler Färbung an vielen Stellen nachweisbar, so in Blutgefässen, so in der Umgebung der Chorda als „Elastica“, so in der Umgebung und in dem Bereiche der Wirbelsäule als die seinerzeit schon von Klaatsch (1893a, S. 672) beschriebenen eigenartigen Bänder mit ihren längs verlaufenden Fasern; aber auch ausser diesen Bändern liegen an diesen Stellen im Bindegewebe zahlreiche elastische Fasern. Warum diese hier überall auftreten, welches die Ursache dafür ist, lässt sich aus den morphologischen Verhältnissen nicht ableiten. In den grossen Längsbändern der Wirbelsäule finden sich auch dickere Fasern.

Bei den Selachiern endlich, von denen ich *Scyllium stellare* und *Torpedo ocellata* untersucht habe, sind die elastischen Fasern schon weit durch den Körper hin verbreitet und werden ebenfalls schön dunkelblau gefärbt. Dasselbe gilt dann von allen höher stehenden Tieren.

Aus dem bisher Gesagten geht hervor, dass man bei Wirbellosen und auch noch bei *Amphioxus* eine Entwicklungsstufe findet, auf der sich das elastische Gewebe noch gar nicht in erkennbarer Weise von dem Bindegewebe gesondert hat. Bisweilen tritt allerdings ein stärker lichtbrechendes, aber noch nicht spezifisch färbbares Gewebe auf, das vielleicht als eine erste oder Vorstufe des elastischen angesehen werden kann, über dessen Eigenschaften man aber noch nicht genügend unterrichtet ist. Dann folgt bei *Petromyzon* eine zweite Stufe, auf der das elastische Gewebe, oder wenigstens ein ihm ähnliches, sich nur als die „Elastica chordae“ vorfindet und sich zwar mit der spezifischen Färbungsmethode färbt, aber noch nicht in dem Farbentone der höheren Tiere; dann endlich, von den Ganoiden ab, tritt als dritte Stufe elastisches Gewebe mit richtiger Färbungsfähigkeit nicht nur in der Umgebung der Chorda und der Wirbelsäule, sondern auch in den Blutgefässen auf und verbreitet sich mehr und mehr durch den ganzen Körper. Ontogenetisch weiss man über das „nicht färbbare“ Gewebe noch zu wenig und ebenso ist die Stufe, welche dem *Petromyzon* entspricht, noch unbekannt. Dann folgen endlich im Alter die Involutionerscheinungen, bei denen das elastische Gewebe färbbar bleibt, aber seine Färbung

ändert und brüchig wird. Wir würden demnach zu unterscheiden haben:

1. das „nicht färbbare“, „chromophobe“ elastische Gewebe das als solches in seinen Eigenschaften und in seiner Bedeutung noch zweifelhaft ist, und

2. das „färbbare“, „chromophile“ elastische Gewebe, das drei Zustände unterscheiden lässt:

- a) einen Zustand mit besonders heller und eigenartiger Färbung, bei Petromyzon,

- b) den Zustand des voll ausgebildeten, „wahren“ elastischen Gewebes bei allen höher als Petromyzon stehenden Tieren mit allmählich immer steigender Verbreitung durch den ganzen Körper hindurch, dabei zunächst recht feine Fasern, und

- c) das durch das Alter veränderte elastische Gewebe, mit seiner eigenartigen Färbbarkeit und brüchigen Beschaffenheit, wie wir es durch Unna kennen gelernt haben.

Im Jahre 1913 habe ich den Bau der Wangenhaut, speziell der Parotidengegend, beim Menschen untersucht und dabei eine neue Form des elastischen Gewebes beschrieben, die ich als das „geknäuelte elastische Gewebe“ bezeichnet habe. Es war natürlich, dass dieser seltsame Befund die Fragen entstehen liess, wie weit dieses eigenartige Gewebe bei Deutschen verbreitet war, wie es sich entwicklungsgeschichtlich verhielt und endlich auch, wie seine Rassenverbreitung war. An diese Fragen schloss sich dann selbstverständlich weiter auch die Frage nach der phylogenetischen Entwicklung des elastischen Gewebes an. Diese letztere habe ich in dem Vorstehenden kurz besprochen, ich will jetzt zu der Beantwortung der übrigen Fragen übergehen.

Als Beispiel für dieses „geknäuelte“ oder „knäuel-förmige elastische Gewebe“ und zum Vergleiche mit den späteren Abbildungen gebe ich hier in Taf. VIII Fig. 5 ein Bild aus der Wangenhaut eines deutschen Mannes in den zwanziger Jahren, von demselben, von dem auch die Abbildungen in meiner früheren Arbeit (1913) herrühren. Wie man schon bei dieser schwachen Vergrösserung (40) und noch besser auf Fig. 6 bei 102 facher Vergrösserung (allerdings von einem Esten herrührend) erkennt, liegt, wie ich in meiner früheren Arbeit schon hervorgehoben habe, dicht unter der Epidermis eine dünne helle Schicht,

in der nur sehr feine elastische Fasern vorhanden sind. Dann folgt eine ziemlich breite Schicht, in der bei der Fuchsin-Resorcin-Färbung ganz dunkle, sehr dichte Massen liegen, welche aus zusammengeknäuelten elastischen Fasern bestehen. Dieses ganz eigenartige elastische Gewebe, das ich sonst noch nirgends gefunden habe, habe ich in meiner früheren Arbeit (1913) eingehend beschrieben. Es sind breite, mehr bandförmige Fasern, welche ganz ähnlich zusammengeknäuel sind wie Krollhaare in einem Kissen, und welche bei dem Übergange in die ganz feinen elastischen Fasern jener oben erwähnten schmalen hellen Schicht, der „subepithelialen Schicht“, sich ganz rasch verdünnen. Auf der andern Seite, nach unten hin, hängen sie zusammen mit den sonstigen Fasern des Coriums, das letztere ist deutlich auf der Abbildung zu erkennen. Wegen alles Genaueren verweise ich auf meine frühere Arbeit.

Diese „elastischen Knäuel“ oder „elastischen Kissen“, wie ich sie seinerzeit bezeichnet habe, bilden eine zusammenhängende Schicht, die „Knäuelschicht“, die nur durchbrochen wird durch die Haare und Drüsen, so dass, wie die Abbildung zeigt, auf dem Querschnitte die Knäuel durch diese voneinander getrennt in ihrer Schicht liegen. Die grösseren oder kleineren Lücken in ihnen werden durch die dort liegenden Blutgefässe ausgefüllt, die hier nicht weiter dargestellt worden sind. Wie man leicht erkennt, überwiegt die Menge des elastischen Gewebes in dieser Knäuel- oder Kissenschicht die Menge des weiter unten noch im Corium vorhandenen elastischen Gewebes in derselben Raumeinheit um ein Bedeutendes, obgleich auch in diesen tieferen Abschnitten das elastische Gewebe mässig kräftig entwickelt ist. Wegen der Fasergrösse und der Bedeutung und überhaupt alles Näheren verweise ich auf meine frühere Arbeit (1913).

Ich hatte seinerzeit angenommen, dass ich diese elastischen Knäuel zuerst gesehen hätte, ich habe indessen nachher erfahren, dass Unna sie in einem Falle schon früher beobachtet und beschrieben, aber allerdings nicht richtig erkannt hat. Er hat sie damals (1891) bei einer Erkrankung der Wange gesehen, dem „Ulerythema acneiforme“, und hat sie als pathologisch gedeutet, als eine starke Hypertrophie des elastischen Gewebes:

„Das letztere bildet, entsprechend den Ansatzpunkten der schrägen

Hautspanner im Papillarkörper, förmlich elastische Knoten, welche jedes andere Gewebe an dieser Stelle verdecken. Die noch erweiterten Blutgefässe des Papillarkörpers erscheinen wie in diese elastischen Knoten eingegrabene Kanäle. Diese Hypertrophie des elastischen Gewebes, zusammen mit derjenigen der Hornschicht, bedingt die Blässe der Haut in diesem Stadium.<sup>2</sup>

Nach meinen Untersuchungen ist es zweifellos, dass diese elastischen Knäuel normal sind, und daher kann die Annahme von Unna, dass durch sie die Blässe der Haut bei der betreffenden Erkrankung mit bedingt wird, nicht richtig sein; auch das schönst errötende junge Mädchen besitzt diese elastischen Knäuel in seiner Wangenhaut. Gerade so wie die Knäulfaserung dieser Bildungen nach den tieferen Teilen des Corium hin direkt übergeht in die mehr gestreckt verlaufenden Fasern dieser Abschnitte, geht sie an ihren Randpartien, z. B. an der behaarten Kopfhaut, über in verschieden dicke Schichten gestreckt verlaufender Fasern, die aber an Masse bei weitem nicht so stark entwickelt sind wie die Kissen. Ich möchte hier übrigens besonders hervorheben, dass das Knäuelgewebe durchaus nicht nur auf die Wangengegend beschränkt ist, wie ich früher annahm, sondern, wie ich inzwischen gefunden habe, sich nach den verschiedenen Seiten noch weiter in verschiedener Mächtigkeit ausdehnen kann, und so z. B. bis in die Oberlippe oder durch die Schläfenhaut bis in die Stirnhaut hineinziehen kann. In der behaarten Kopfhaut habe ich es nicht mehr gefunden. Hieraus würde folgen, dass ein grosser Teil der Gesichtshaut, vielleicht die ganze, mit diesen Knäuelbildungen versehen sein würde. Nach dieser Feststellung würde auch die Erklärung der Funktion, die ich in meiner vorigen Arbeit gegeben habe, nicht hinreichend sein. Die Knäuelbildungen können nicht nur den Zweck haben, die Wange besonders elastisch zu machen, die das ja allerdings vor allem nötig hat, sondern sie erhöhen die Elastizität des grössten Teiles oder der ganzen Gesichtshaut. Da die behaarte Kopfhaut solche elastischen Einrichtungen nicht mehr besitzt, sind sie also wohl hauptsächlich dem „mimisch“ beanspruchten Teile der Gesichtshaut eigen. Das Gewebe der elastischen Knäuel ist jedenfalls als eine besondere Form des elastischen Gewebes anzusehen, wie ich das in meiner früheren Arbeit auch angenommen habe. Es kann selbstverständlich an seinen Rändern in andere Formen übergehen,

wie ja überhaupt das elastische Gewebe überall zusammenhängende Netze bildet, die in ihren einzelnen Teilen sehr verschieden beschaffen sein können.

Nach meinen jetzigen Erfahrungen möchte ich das Corium einteilen in die folgenden fünf Schichten:

1. Die dicht unter der Epidermis gelegene „subepitheliale Schicht“, das „Stratum subepitheliale“, welche das Bindegewebe der Papillen und die nächste, dünne, diese verbindende Schicht umfasst. Wo Papillen fehlen, ist diese Schicht oft recht dünn. In ihr liegt ein sehr zartbündeliges Bindegewebe. Es ist deutlich „färbbar“ und enthält recht feine elastische Fasern.

2. Die „obere Schicht“, das „Stratum superius“, des Corium. Diese Schicht enthält kräftigere Bindegewebsbündel, die oft sehr verschiedenartig verlaufen und besitzt eine recht stark wechselnde Breite, in ihr liegen die elastischen Knäuel resp. andere elastische Bildungen, welche dieselben vertreten, soweit solche überhaupt vorhanden sind. Solche Bildungen können, wie wir sehen werden, sehr verschiedenartig sein. Diese Schicht hat sich für meine Untersuchungen als die bei weitem wichtigste erwiesen. Das in ihr enthaltene Bindegewebe ist bald „chromophil“, „färbbar“, bald „chromophob“, „nicht färbbar“. Diese Verschiedenheit ist sehr merkwürdig. Ich werde hierüber weiter unten noch näheres zusagen haben.

3. Die „mittlere Schicht“, das „Stratum medium“ des Corium. Sie ist die Hauptschicht des Corium, daher verhältnismässig recht breit, mit mehr regelmässig angeordneten Bündeln, die Netze bilden mit mehr oder weniger spitzen Maschen. Auch in dieser Schicht, wie in jeder, können natürlich Verschiebungen eintreten durch eingelagerte Organe. Das elastische Gewebe richtet sich in seinem Faserverlaufe stark nach dem Verlaufe der Bindegewebsbündel, wie das überhaupt meist der Fall ist. Das Bindegewebe in dieser und den folgenden Schichten ist stets „chromophil“. Das Stratum superius ist also die einzige Schicht des Corium, in der „chromophobes“ Bindegewebe vorkommen kann. Das ist sehr merkwürdig und wichtig.

4. Die „untere Schicht“ des Corium, das „Stratum inferius“. Diese ist sehr verschieden breit, die Anordnung der Bindegewebsbündel und der elastischen Fasern ist wieder mehr unregelmässig, ihre Bündel gehen, sich unter mehr oder



weniger spitzen Winkeln abzweigend, direkt über in die darauf folgende Schicht. Mitunter ist diese Schicht kaum von der „mittleren“ abgrenzbar, kann dann also sozusagen fehlen.

5. Die „Fettschicht“, das „Stratum adiposum“ des Corium, gleich „Panniculus adiposus“ oder „Stratum subcutaneum“ oder „Subcutis“. Ich möchte diese Schicht mit zum Corium rechnen, da sie sich in keiner Weise scharf von diesem absetzt. Die grossen Bindegewebsbalken dieser Schicht treten direkt über aus der untersten Schicht des Corium, und oft bildet sich die Fettschicht ganz allmählich aus, mit einzelnen kleinen Träubchen beginnend, die dann allmählich grösser werden, mitunter aber auch ganz klein bleiben oder als schmale, langgestreckte Streifen erscheinen.

Nun unterscheiden sich die ersten vier Schichten zusammen deutlich von der fünften, und das ist ja natürlich auch der Grund gewesen, warum man bisher den Panniculus adiposus gewöhnlich nicht zum Corium gerechnet hat (Bonnet hat es übrigens auch getan). Diese ersten vier Schichten bestehen eben aus eng verfilztem Bindegewebe, während im Panniculus der Reichtum an Fett besonders hervortritt. Ich möchte daher diese ersten vier Schichten zusammenfassen als „Corium coactum“ (fest gewebtes Corium) gegenüber der Fettschicht, dem „Corium adiposum“. Diesen einfachen und verständlichen Namen könnte man dieser Schicht dann auch direkt geben.

Die hier von mir angenommenen Schichten unterscheiden sich selbstverständlich nicht scharf voneinander, es ist sicher sogar oft schwer zu sagen, wo die Grenze sein würde. Nichtsdestoweniger halte ich es doch für richtig, sie anzunehmen, namentlich auch wegen des Verhaltens des eingelagerten elastischen Gewebes. Es wird das aus den folgenden Beschreibungen und Abbildungen auch hervorgehen.

Bonnet (1887) hat im Corium drei Lagen als im allgemeinen gut unterscheidbar angenommen (S. 383): 1. den „Papillarkörper“, der wohl mit meinem „Stratum subepitheliale“ zusammenfallen würde. 2. Die namentlich an haar- und drüsenreichen Hautstellen deutliche Zwischen- oder intermediäre Schicht (Bonnet). Diese würde der gegebenen Beschreibung nach breiter sein als das von mir angenommene Stratum superius, da es im wesentlichen die Drüsen, Haare und Muskeln enthalten soll. „Haare“



natürlich nur in ihrem oberen Teile. Ich würde mein Stratum superius im wesentlichen zusammenfallen lassen mit der „elastischen Knäuelschicht“ resp. mit der elastischen Ersatzschicht, dort, wo die Knäuel fehlen, wo eine solche spezifische Schicht überhaupt fehlt, würde freilich eine Abgrenzung des Stratum superius gegen das Stratum medium kaum durchzuführen sein. 3. Eine tiefe oder netzförmige Lage, die Pars reticularis cutis der Autoren. Diese Schicht würde im wesentlichen meinem Stratum medium entsprechen, ferner dem inferius und nach oben hin wahrscheinlich weiter heraufgehen als mein Stratum medium. Bonnet spricht sich S. 387 weiter dahin aus, dass der Papillarkörper, die eigentliche Cutis und die Subcutis ein entwicklungsgeschichtliches Ganzes bilden, was ja auch selbstverständlich ist, und dass eine scharfe Abgrenzung der Schichten durch Präparation schwer möglich ist. Das entspricht dem, was ich oben gesagt habe.

Was nun die Entwicklung der elastischen Knäuelschicht in der Haut der Deutschen anlangt, so findet man bei einem Embryo von 6—7 Monaten noch gar nichts von ihr. Wie Taf. VIII Fig. 7 bei 102maliger Vergrößerung erkennen lässt, findet man in diesem Entwicklungsstadium elastische Fasern nur in der „mittleren Schicht“ des Corium, hin und wieder auch ganz wenige in der „unteren“, an den Haarbälgen ziehen sie etwas weiter nach unten herab und nach oben herauf. In dem Stratum medium liegen auch die grösseren Blutgefässe. In dieser Gegend zeigt sich meiner Erfahrung nach auch die erste Andeutung von Blaugrünfärbung des Bindegewebes durch die Calleja-Färbung schon bei einem dreimonatigen Embryo. Bei einem viermonatigen hat sich diese Blaugrünfärbung schon ziemlich weit im Corium ausgebreitet. Die ersten elastischen Fasern in der Wangenhaut finden sich auch bei einem viermonatigen Embryo in der Intima der Arterien. Die Ausbildung der elastischen Fasern in dem embryonalen Körper tritt aber augenscheinlich an verschiedenen Stellen sehr verschieden früh ein. So findet man z. B. bei einem fünfmonatigen Embryo in der Bauchwandung schon ausgedehnte, sehr feine elastische Netze zwischen den Muskelschichten, während in der Wangenhaut nur erst sehr wenig von ihnen zu sehen ist. Für mich handelt es sich ja in dieser Arbeit nur um die Beschreibung der letzteren, ich werde daher auch im weiteren nur auf dieselbe eingehen.

Auf Taf. VIII Fig. 8 erkennt man auf dem Bilde von einem männlichen Neugeborenen (Vergr. 70, also erheblich geringer als bei dem vorhergehenden Bilde, wo sie 102 betrug), dass die Verbreitung der elastischen Fasern erheblich zugenommen hat. Sie finden sich jetzt in dem Stratum medium und inferius, namentlich im ersteren in grösseren Mengen, und beginnen in das Stratum superius hineinzuwachsen und zwar schon in Bildungen, die an die späteren Knäuel erinnern, so an dem rechten oberen Rande der links gelegenen grossen Haardrüse (Talgdrüse). Auch einige mehr gerade verlaufende Fasern finden sich in dieser Schicht. In dem Stratum subepitheliale ist noch gar nichts von elastischen Fasern zu sehen.

Aufmerksam machen möchte ich hier noch auf die ausserordentliche Grösse der Haardrüsen (Talgdrüsen) in diesem Entwicklungsstadium. Sie erinnern in ihrer Grösse schon etwas an die kolossalen Drüsen des Australiers (Taf. XII Fig. 21 und 22), auf die ich weiter unten zu sprechen kommen werde. Es scheint demnach, dass diese Drüsen sich zuerst weit stärker entwickeln als die Haare und dann später im Wachstum zurückbleiben.

Wir finden hier in der Wangenhaut eine Ausbreitung der elastischen Fasern von der Mitte nach oben und nach unten hin, also ebenfalls eine allmähliche Weiterentwicklung von einem Anfangspunkte aus, wie ich das oben von meinen Muskeluntersuchungen her angeführt habe. Dort fanden sich bei dem untersuchten Augenmuskel die elastischen Fasern zuerst in dem Perimysium externum und wuchsen von hier aus allmählich weiter in das Innere des Muskels hinein. Da in dieser mittleren Schicht der Wangenhaut auch zuerst die Blaugrünfärbung des Bindegewebes auftritt, so kann man wohl annehmen, dass hier auch zuerst ein Reifezustand des Bindegewebes eintreten wird, bei dem sich elastische Fasern zu bilden vermögen.

Auf den Fig. 7 und 8 sind in dem oberen Teile des Corium eine Anzahl von kleineren Pünktchen gezeichnet, welche andeuten sollen, dass hier ein deutlicher Kernreichtum hervortritt. Ich bemerke jedoch ausdrücklich, dass diese Pünktchen weder die genaue Grösse der Kerne wiedergeben, noch ihre genaue Lage

und Menge, sie sollen nur schematisch den Kernreichtum markieren. Auch die Pünktchen, welche auf den Zeichnungen in den Haarbälgen liegen und auch die in dem Epithel deuten nur schematisch die Kerne an.

Ich möchte hier noch darauf aufmerksam machen, dass die elastischen Fasern bei dem 6—7 monatigen Embryo weit zarter sind als bei dem Neugeborenen. Trotz der stärkeren Vergrösserung (102) war es bei dem ersten nicht möglich, die Fasern auf dem Bilde so zart wiederzugeben, wie sie in Wirklichkeit waren. Auch die Fasern des Neugeborenen sind noch sehr zart im Verhältnisse zu denen des Erwachsenen.

Da bei dem Neugeborenen die Knäuelbildungen gerade erst zu entstehen beginnen, so muss die gesamte weitere Entwicklung dieser in das Kindesalter fallen, leider stand mir kein Material zu Gebote, um diesen Vorgang zu verfolgen.

Es handelte sich nun weiter darum, festzustellen, wie weit diese Knäuelbildungen bei anderen Volksstämmen und Rassen verbreitet waren, resp. welche Bildungen gegebenenfalls an ihre Stelle traten. Für diese Untersuchungen hatte ich jahrelang Material von anderen Völkern gesammelt. Kurz vor Ausbruch des Krieges hatte ich Aussicht, noch weiteres Material aus unseren Kolonien zu erhalten, was natürlich äusserst wertvoll gewesen wäre, durch den Krieg wurde dies unmöglich. Ich musste mich daher entschliessen, die Arbeit mit dem geringen Materiale, das mir zu Gebote stand, zu veröffentlichen, und es anderen überlassen, die grossen Lücken derselben auszufüllen. Immerhin habe ich auch bei meinem Materiale schon einiges grundsätzlich recht Wichtige feststellen können. Den Herren Kollegen, deren Interesse und Liebenswürdigkeit ich dieses Material verdanke, spreche ich hier meinen herzlichsten Dank aus.

Eine ganz entsprechende Knäuelbildung wie bei den deutschen Männern und Frauen — ein Geschlechtsunterschied ist nicht nachweisbar, wie ich das schon in meiner früheren Arbeit (1913) betont habe — fand ich bei einem 43 jährigen Rumänen aus Ungarn, einem 33 jährigen Serben, bei drei Russen und endlich bei einem Esten. Während alle anderen hier genannten Völker zu den Indoeuropäern gehören, gehört der Este zu den Finnen und damit zu den Mongoloiden, also unserer jetzigen Auffassung nach

zu einer ganz anderen Rasse. Die Knäuelbildung bei ihm entsprach aber so sehr der der anderen, dass ich eine Abbildung von ihm direkt als Beispiel gegeben habe (Taf. VIII, Fig. 6).

Weiter fand ich eine Knäuelbildung bei einem jungen Berber (Taf. VIII, Fig. 9). Bei der schwachen Vergrößerung sah diese ganz so aus wie bei den Deutschen. Bei Betrachtung mit stärkeren Vergrößerungen zeigte sich aber ein sehr interessanter Unterschied. Bei 102facher Vergrößerung (Taf. IX, Fig. 10) zeigte sich einmal, dass hin und wieder mehr parallel-faserige Faserzüge hervortraten, bei noch stärkerer Vergrößerung aber, dass das Knäuelgewebe selbst anders war als das der Deutschen. Wie ich das in meiner Arbeit (1913) beschrieben habe, besteht dieses letztere aus auffallend breiten, bandartigen elastischen Fasern, die an ihren Enden in kurze dünne Fasern ziemlich unvermittelt übergehen. Ich habe in jener Arbeit in den Figuren 11 und 15 auf Taf. V Abbildungen davon gegeben. Der Bau der Knäuel bei dem Esten schien diesem Baue auch zu entsprechen. Bei dem Berber zeigte sich nun, soweit man das in den Knäueln feststellen konnte, dass der breite Faserteil der die Knäuel bildenden elastischen Fasern sehr kurz war, dass dafür aber die dünnen aus ihm nach beiden Seiten hervorgehenden, mehr zylindrischen Fasern recht lang sind. Diese bilden infolgedessen die Hauptmasse des Knäuels. Dadurch wird sein Aussehen aber ein deutlich anderes, weit feinfaserigeres. Auch in den scheinbar parallelfaserigen Partien liegen diese feinen, knäuelbildenden Fasern, nur treten sie etwas zurück hinter den dickeren mehr parallel verlaufenden. Es ist ein sehr merkwürdiges Bild. Wir würden demnach bei dem Berberebenfalls ein knäueelförmiges elastisches Gewebe finden, aber von einem anderen, etwas modifizierten Baue, wie bei den bisher untersuchten indoeuropäischen Völkern und dem Esten. Man würde demnach wahrscheinlich einen engen Zusammenhang zwischen den genannten Völkern anzunehmen haben, bei dem aber Modifikationen im feineren Aufbau vorhanden sind. Auch bei den Deutschen finden sich mehr parallelfaserige Züge, die in den Knäueln entstehen und dann in die Tiefe zur Verbindung mit dem tieferliegenden Gewebe ziehen, auf dem Bilde von dem Esten (Taf. VIII, Fig. 6) sind sie hier auch dargestellt, aber

innerhalb der Knäuel treten sie nicht hervor oder wenigstens kaum, bei dem Berber tun sie es, das Knäuelgewebe tritt also etwas mehr zurück. Ich habe allerdings auch daran gedacht, ob dieses stärkere Hervortreten vielleicht zurückzuführen sein könnte auf eine Mischung mit Sudannegerblut, doch ist mir das allmählich mehr zweifelhaft geworden. Die Berber werden zu den Hamiten gerechnet, von diesen müsste man dann annehmen, dass sie dieses eigenartig modifizierte Knäuelgewebe besitzen. Damit, dass sie zu den Hamiten gerechnet werden, ist freilich nicht viel gesagt, da diese selbst noch sehr dunkel sind. Die Berber scheinen zu den ältesten Bewohnern von Afrika zu gehören.

Zu dieser Sache möchte ich auch noch eine Stelle von Weule zitieren (1912 S. 102):

„Wie wir früher bereits gesehen haben, ist es jedoch durchaus nicht ausgeschlossen, dass das vorgeschichtliche Berbertum am Bevölkerungsaufbau Europas in weit stärkerem Maße teilgenommen hat, als wir bis jetzt geglaubt haben. Seitdem wir selbst den blonden Nordeuropäer genetisch mit dem Mittelmeergebiet, ja vielleicht gar mit Nordafrika in Verbindung bringen müssen, stehen wir sozusagen erst am Anfang einer neuen Rassengeschichte, die die altüberkommenen Werte der bisherigen vermutlich sehr stark umwerten wird.“

Auf diese Weise könnte in der Tat auch eine Erklärung gefunden werden für die so sehr merkwürdige Ähnlichkeit in dem Baue des elastischen Gewebes der Wangenhaut zwischen dem Berber und den Völkern Europas. Allerdings muss ich sagen, dass mir eine andere Annahme noch näher liegend zu sein scheint, nämlich die, dass ebenso wie der Aurignacmensch seinerzeit wahrscheinlich aus Asien nach Europa eingewandert ist, so auch der Völkerstamm, von dem die Berber sich ableiten, von dorthier nach Afrika eingewandert ist, und dass die Verwandtschaft der beiden Völkerstämme somit schon aus der asiatischen Zeit her stammt. Nimmt man doch sowieso schon für spätere Zeiten eine starke Einwanderung von asiatischen Stämmen nach Afrika an. Man erkennt hieraus, auf welche sonst ganz dunklen Zusammenhänge meine Arbeitsmethode hinzuweisen vermag.

Bei einem jungen Sudanneger zeigte sich ein ganz anderes Bild (Taf. IX Fig. 11 bei 40 facher Vergr. und Fig. 12 bei 102 facher Vergr.). In demselben Strat. sup., in dem bisher die Kissenbildungen lagen, finden sich hier starke Bündel von parallel-faserigem elastischem Gewebe, die sich, der Fläche nach, mehr



oder weniger deutlich unter etwa rechtem Winkel kreuzen. Die Kreuzung findet zum Teil in derselben Schicht statt, zum Teil liegen die einen Bündel auch etwas tiefer. Von diesen Bündeln ziehen dann feine Fasern wieder in das Strat. subepithel. Knäuelbildungen fehlen hier vollkommen.

Genau dasselbe Bild findet sich bei einem jungen Senegalneger. Hier treten die elastischen, parallelfaserigen Bündel noch etwas deutlicher hervor, da sie mehr Fasern enthalten. Die Senegalneger gehören auch zu den Sudannegern, es ist daher weiter nicht auffallend, dass sie denselben Bau der Haut besitzen. Ob die grössere Menge des elastischen Gewebes einen Stammesunterschied darstellt oder individuell ist, muss erst durch weitere Untersuchungen klargelegt werden.

Sehr interessant ist nun auch das Verhalten des Bindegewebes an den Stellen, an denen die Knäuel liegen. Am besten tritt dieses Verhalten hervor an Callejapräparaten. Bei den Deutschen sieht man, wie ich das schon in meiner vorigen Arbeit (1913) beschrieben habe, an solchen Präparaten an den Stellen der Knäuel hellrosa gefärbte Stellen mit ziemlich zahlreichen roten Kernen. Das elastische Gewebe färbt sich bei dieser Methode nicht, es nimmt höchstens einen leichten Karminton an. Die roten Kerne liegen in dem Bindegewebe, in das die elastischen Fasern eingebettet sind und in dem sie entstanden sind. Dieses Bindegewebe hat sich nun nicht spezifisch gefärbt, sondern ist höchstens durch einen leichten Karminton hellrosa geworden, d. h. also, es handelt sich hier um das „nicht färbbare“, „chromophobe“ Bindegewebe. Nach oben sowohl wie nach unten geht dieses aber direkt über in das „färbbare“, „chromophile“ Bindegewebe, denn nach beiden Richtungen hin schliesst sich unmittelbar blaugrün gefärbtes Bindegewebe an. Genau so wie bei den Deutschen verhält sich das Bindegewebe bei dem Esten. Von dem letzteren gebe ich in Taf. VII Fig. 2 eine Abbildung, welche nur diese Gegend mit der allernächsten Umgebung zeigt, wegen der weiteren Umgebung verweise ich auf meine frühere Arbeit (1913), in der ich die Verhältnisse auf grossen Abbildungen von Deutschen dargestellt habe. Ganz ähnlich ist das Bild bei den Rumänen, nur ziehen hier hin und wieder einige wenige grüne Bündel durch das rötliche Gewebe hindurch. Also eine geringe Beimischung



von chromophilem zu dem chromophoben Gewebe. Bei dem Serben sind die Verhältnisse insofern etwas anders, als durch die rosa gefärbten Stellen hindurch eine Anzahl von grünen Bündeln verlaufen, wie Fig. 3 das erkennen lässt. Es liegt hier also in den Knäueln sowohl „nicht färbbares“ wie „färbbares“ Bindegewebe, doch überwiegt das erstere noch stark. Ähnlich ist das Bild bei den drei Russen. Ganz anders ist es dagegen bei dem Berber (Taf. VII Fig. 4). Hier ist von „nicht färbbarem“ Bindegewebe kaum noch etwas zu sehen, fast alles ist grünblau. Bei den Sudannegern ist nur noch „färbbares“ Bindegewebe vorhanden, sodass sich auf dem Calleja-bilde die Gegend, in der die starken elastischen Bündel liegen, welche die Knäuel ersetzen, in keiner Weise mehr, was ihre Färbung anlangt, vor den übrigen Teilen des Coriums auszeichnet. Ebenso wie bei dem Sudanneger verhält sich das Bindegewebe bei sämtlichen übrigen bisher von mir untersuchten Völkern. Es scheint also, dass der Berber eine Art von Übergang bildet zwischen den Indoeuropäern und den Esten einerseits und den übrigen Völkern andererseits: noch Knäuelgewebe, wenn auch etwas modifiziert, aber eingelagert in fast ausschliesslich färbbares Bindegewebe.

Ich habe oben schon ausdrücklich bemerkt, dass elastisches Gewebe sich sowohl in dem „färbbaren“ wie in dem nicht „färbbaren“ Bindegewebe zu bilden vermag. Dass das der Fall ist, sehen wir auch hier. Immerhin wird man annehmen müssen, dass es nicht Zufall ist, ob das Grundgewebe, in welchem sich hier bei der Haut die elastischen Fasern ausbilden, das „färbbare“ oder das „nicht färbbare“ Bindegewebe ist, es muss in jedem Falle ein Grund dafür vorhanden sein, der wohl in dem ganzen Aufbau des Menschen liegen wird, d. h. durch seine Stammes- oder Rasseneigentümlichkeit geliefert werden wird. Wenn einerseits das Auftreten der Knäuel und das der Faserbündel ein Kennzeichen für bestimmte Rasseneigentümlichkeiten sein wird, so wird andererseits dieses Kennzeichen noch verfeinert durch das Verhalten des Bindegewebes. Es muss also ein gemeinsamer, in Rasseneigentümlichkeiten liegender Grund vorhanden sein dafür, dass die Deutschen, der Este, der Rumäne, die Russen, der Serbe und der Berber die Knäuel auf-

weisen, diese Gemeinsamkeit wird aber modifiziert durch das Verhalten des Bindegewebes, das anzeigt, dass zwischen diesen Volksstämmen doch auch wieder Unterschiede vorhanden sein müssen, die sie in Unterabteilungen des Gemeinsamen verweisen. Wie weit diese Unterschiede auch individuelle sein können, weiß man noch nicht. Das müßten erst weitere Untersuchungen an einem weit größeren Materiale lehren.

Bei allen sonstigen bisher untersuchten Stämmen und Rassen war das Bindegewebe vollständig blau-grün gefärbt, ich werde daher im folgenden auf seine Färbung nicht mehr einzugehen brauchen.

In Taf. IX Fig. 13 (Vergr. 40) und Taf. X Fig. 14 (Vergr. 102) sind Bilder von der Haut der Parotidengegend von einem jungen Ovambo gegeben. Diese sehen ganz anders aus als die bisherigen. Eine spezifische Schicht ist hier überhaupt nicht vorhanden. Die kräftigen elastischen Faserbündel, welche die Mitte des Corium durchziehen und hier spitzwinkelige Maschen bilden, setzen sich nach oben zu fort bis zum Strat. subepitheliale hin. Ganz zuletzt werden sie oft noch etwas feiner, behalten aber denselben Typus bei. Von ihnen gehen die zahlreichen zierlichen Fasern für das genannte Stratum ab. Die Menge der elastischen Fasern ist eine ziemlich bedeutende, aber sie gehören eben dem grössten Teile des Corium an. Die Abweichung von den Sudannegern ist eine recht grosse. Die Ovambo werden zu den Bantustämmen gerechnet, unterscheiden sich also im Ganzen von den Sudannegern. Ob der hier beschriebene Bau nun charakteristisch ist für alle Bantustämme, müssten erst weitere Untersuchungen lehren. Sollte es der Fall sein, so würde man ein Mittel an der Hand haben, um einwandfrei die Zugehörigkeit eines Stammes zu den Bantu festzustellen.

Gegen die indogermanischen Völker Europas und die Esten und Berber ist die Abgrenzung dieser Negerstämme, der Sudanneger und der Bantu, eine sehr scharfe, da beiden das knäuel förmige Gewebe vollständig fehlt, ich habe dieses Gewebe bis jetzt überhaupt nur bei den genannten Völkern gefunden.

Auf Taf. X Fig. 15 (40fache Vergr.) und Fig. 16 (102fache Vergr.) gebe ich dann Bilder von einem 30jährigen Chinesen. Hier ist wieder eine deutlich ausgeprägte spezifische

Schicht vorhanden. Sie ist breit und besteht aus sehr zahlreichen feinen elastischen Fasern, die auf dem Präparate feinwellig verlaufen und nach oben eine Menge von feinen, leicht geschlängelten Fasern in eine helle und breite Schicht absenden, die direkt in das Strat. subepith. übergeht, oder vielleicht auch als ein sehr breites solches zu deuten ist. Also wieder ein ganz eigenartiger neuer Bau. Der übrige Teil des Corium enthält im ganzen wenig elastisches Gewebe, so dass die Chinesenhaut im ganzen nicht reich daran ist. Von kreuzenden Bündeln sieht man in der spezifischen Schicht kaum etwas. Die Chinesenhaut ist also wieder ganz eigenartig in ihrem Bau und unterscheidet sich scharf von den bisher besprochenen Formen.

Weiter hatte ich Gelegenheit, ein Hautstückchen von einem Javanen zu untersuchen. In Fig. 17 Taf. XI gebe ich bei 102facher Vergr. ein Bild von den Verhältnissen dieser Haut. Noch eine Übersichtszeichnung bei 40facher Vergr. zu geben, lohnte hier nicht. Die Javaner werden zu den Malaien gerechnet, scheinen aber ausserordentlich stark mit anderen Völkern gemischt zu sein. Man würde also aus einem solchen Bilde überhaupt keine sicheren Schlüsse ziehen können. Immerhin habe ich es für richtig gehalten, die Zeichnung zu veröffentlichen, da sie ein ganz seltsames Bild zeigt. Es sind im allgemeinen der Länge nach verlaufende Züge von ziemlich starken Fasern, welche aber weit auseinanderliegen und nach der Epidermis zu in eine Schicht von weit feineren Fasern übergehen, welche leicht geschlängelt wieder der Oberfläche parallel verlaufen, also ganz anders sich verhalten als die feinen Fasern des Chinesen. Es ist ein Bau, der an keines der bisher betrachteten Völker erinnert. Die Menge des elastischen Gewebes ist im ganzen nicht gross. Hier fehlt also wieder eine spezifische Schicht und das elastische Gewebe des Corium geht direkt bis an das Strat. subepith., zu dem die dünnfaserige Schicht vielleicht schon zu rechnen ist.

Noch wieder ganz anders ist der Bau bei einem Melanesier. Auf Fig. 18 Taf. XI habe ich eine Zeichnung von diesem gegeben, wieder nur bei 102facher Vergr. Auch in diesem Falle ist irgend eine spezifische Faserschicht überhaupt nicht mehr zu erkennen, ein Stratum sup. auch nicht mehr abgrenzbar. Es sind verhältnismässig wenig elastische Fasern vorhanden, welche sich in den Faserverlauf des gesamten elastischen

Gewebes derart einfügen, dass das Bild alles Besondere verliert. Es würden hier die Fasern der tieferen Teile des Corium die Hauptrolle spielen. Das Corium ist aber in Bezug auf seine elastischen Fasern so gleichmässig gebaut, dass es als Ganzes wirkend angesehen werden muss.

Endlich habe ich seinerzeit ein Hautstückchen von einem älteren Australier mit stark entwickeltem Barte von Herrn Professor Klaatsch erhalten. Ich habe die Präparate hieraus auch schon für meine Hautdrüsenarbeit (1917) verwenden können. In den Fig. 21 und 22 auf Taf. XII sind Zeichnungen dieser Haut bei 40facher Vergr. gegeben, welche genügte, um ein Bild von dem einfachen Baue zu geben und zugleich den Vorteil bot, die recht dicke Haut bis zur Fettschicht darstellen zu können. Eine spezifische Schicht fehlt hier wieder. Durch das ganze Corium hindurch liegen die Fasern sehr unregelmässig, was allerdings zu einem grossen Teil durch die grosse Menge der eingelagerten Organe mit bedingt wird. Sehr auffallend ist es, dass in dem Stratum sup. die Fasern ausserordentlich unregelmässig liegen. Bald sind es dickere Fasern, bald dünnere, bald liegen sie einander mehr parallel, bald wirren sie sich durcheinander. Dazwischen liegen wieder Lücken, in denen die elastischen Fasern überhaupt fehlen. Sehr charakteristisch ist es wieder, dass die Hauptmenge der elastischen Fasern etwa in der mittleren Coriumschicht liegt. Es entsteht so eine gewisse prinzipielle Ähnlichkeit mit der embryonalen Haut des Deutschen.

Wir haben also gefunden, dass es Rassen und Stämme gibt, welche eine spezifische elastische Schicht dicht unter der Epidermis in dem Stratum sup. besitzen und andere, bei denen sich keine solche findet. Bei diesen letzteren übernehmen dann die Fasern des ganzen Corium ohne Unterschied die Funktion. Eine solche Schicht besitzen die europäischen Völker (Indoeuropäer), die Esten, die Berber, die Sudanneger mit den Senegalnegern und die Chinesen. Von diesen ist die spezifische Schicht bei weitem am höchsten entwickelt bei den indoeuropäischen Stämmen, dem Esten und Berber, ob von den weiteren der Chinesen höher steht oder der Sudanneger, lässt sich

noch nicht sagen, für wahrscheinlich möchte ich halten, dass der erstere höher steht.

Ich habe in meiner vorigen Arbeit (1913) schon hervorgehoben, dass ein Geschlechtsunterschied in Bezug auf die Ausbildung der elastischen Knäuelschicht nicht zu bestehen scheint. Die hier vergleichsweise untersuchten Menschen waren sämtlich junge Männer — nur der Australier war älter — also sehr gut vergleichbar. Wenn sich nun so bedeutende Unterschiede haben feststellen lassen, so kann das demnach nur an der Zugehörigkeit zu verschiedenen Rassen oder Völkergruppen\* liegen. Auch die Stärke des Bartes kann keinen Unterschied machen, denn sonst müsste eben auch ein Geschlechtsunterschied bei den Deutschen nachzuweisen gewesen sein. Wenn ferner die Deutschen, der Este, der Serbe, Rumäne, die Russen und bis zu einem gewissen Grade auch der Berber einen so übereinstimmenden Bau der Knäuelschicht zeigen, so können auch individuelle Verschiedenheiten nur eine untergeordnete Rolle spielen. Aus dem Gesagten folgt dann aber, dass das Verhalten der elastischen Fasern in der Haut der Parotidengegend charakteristisch ist für Völkerrassen und Völkergruppen, und dass man es daher bis zu einem gewissen Grade wird verwenden können zur Feststellung von Zusammenhängen und Unterschieden zwischen solchen.

Ich habe in den letzten Jahren den Versuch gemacht, mit Hilfe der mikroskopischen Anatomie anthropologische Untersuchungen auszuführen und habe damit auch schon Erfolge erzielt. So bei der Untersuchung der Kern-Faser-Verhältnisse des Herzens (1916), so bei der Untersuchung der Hautdrüsen (1917) und der Kau-muskeln (1919), die vorliegende Arbeit schliesst sich den eben genannten an.

Zum Vergleiche mit den hier verglichenen menschlichen Hautpräparaten lege ich noch zwei Bilder von *Cercopithecus sabaeus* und *callitrichus* bei (Taf. XI Fig. 19 und 20 bei 70 facher Vergr.) von den entsprechenden Hautstellen dieser Affen. Wie man sieht, sind beide Bilder einander ganz ähnlich, woraus schon folgt, dass sie nicht individuell sein können, sondern den Arten entsprechen. Auf beiden ist das elastische Gewebe nur äusserst spärlich vorhanden und von einer Schicht, die der Knäuelschicht entsprechend sich von dem übrigen Corium abhebt, ist



nichts zu erkennen. Diese Affen unterscheiden sich also dadurch sehr scharf von den Menschen, dass sie sehr wenig elastisches Gewebe in der Haut der Parotidengegend besitzen. Sie erinnern in dieser Hinsicht an die Embryonen des Menschen. Man wird danach wohl annehmen dürfen, dass auch die Vorfahren des Menschen weit weniger elastisches Gewebe an dieser Hautstelle besessen haben, und dass dieses erst allmählich, mit der fortschreitenden Entwicklung des Menschengeschlechtes, sich ebenfalls zu immer höherer Ausbildung entwickelt hat. Bei dieser Entwicklung wird sich das elastische Gewebe bei den verschiedenen Menschenstämmen in verschiedenen Formen weiterentwickelt haben, und so werden die Verschiedenheiten, wie wir sie oben bei den verschiedenen Rassen und Völkergruppen beschrieben haben, entstanden sein. Ausserdem ist die Höhe, zu der diese Entwicklung in jedem einzelnen Falle gediehen ist, verschieden geblieben. Vom histologischen Standpunkte aus wird man wohl die Knäuelbildungen als die höchste Form oder Stufe ansehen dürfen. Ob nach ihr den zweiten Rang die Form des Sudannegers oder die des Chinesen einnehmen würde, ist schwer zu entscheiden. Während bei dem ersteren die Masse und Kraft grösser ist, zeigt die letztere eine grössere Feinheit der Verteilung. Tiefer stehen Ovambo und Javaner, am tiefsten zweifellos Melanesier und Australier.

Wir wissen ja bis jetzt noch gar nichts darüber, warum sich elastisches Gewebe an bestimmten Stellen in bestimmten Formen entwickelt. Wenn diese Entwicklung bei verschiedenen Menschenstämmen verschieden ist, so wird man aber zweifellos annehmen dürfen, dass der ganze Körperbau dieser Menschen verschieden ist. Das wird man ja zweifellos eo ipso annehmen, aber der Befund der Verschiedenheit des elastischen Gewebes ist dann ein tatsächlicher Beweis dafür. Einer von vielen übrigen.

Nun wird die Ausbildung dieser elastischen Fasern wahrscheinlich mit abhängig sein von ihrer Funktion. Welches ist diese nun? In meiner vorigen Arbeit (1913) nahm ich an, dass durch die Knäuelschicht die Elastizität der Wangenhaut gewährleistet würde, welche ja bei den sehr beträchtlichen Unterschieden in ihrer Ausdehnung einer solchen elastischen Schicht besonders bedurfte. Nachdem ich inzwischen gefunden habe, dass die Schicht



nicht auf die Wange beschränkt ist, sondern sich noch weiter ausbreitet, so durch die Schläfenhaut bis in die Stirnhaut hinein, und ev. bis in die Oberlippe, halte ich diese Deutung auch noch für richtig, aber nicht mehr für ausreichend. Die Knäuelschicht scheint sich mehr oder weniger weit durch den mimischen Abschnitt der Kopfhaut zu verbreiten, in der behaarten Kopfhaut fehlt sie aber. Hier treten statt ihrer starke, mehr der Oberfläche parallel verlaufende Faserbündel auf, ähnlich wie bei den Sudannegern in der Parotidengegend. Ein deutliches Zeichen dafür, dass das Knäuelgewebe eine höhere Form darstellt, und dass diese eben ganz spezifisch für den mimischen Teil des Gesichtes resp. Kopfes gebraucht wird. Das spricht dafür, dass diese Knäuelschicht Beziehungen zur Mimik besitzt und das ist auch verständlich. Bei den Kontraktionen der mimischen Muskeln wird die Haut ständig gefaltet, wird aber wieder glatt, wenn die Kontraktion aufhört, wenigstens so lange der Mensch noch jung ist und sein elastisches Gewebe daher funktionstüchtig ist. So könnte man annehmen, dass, je stärker die Mimik entwickelt ist, um so höher auch die Entwicklung des elastischen Apparates sein wird, der einmal den Muskeln antagonistisch das Gleichgewicht hält, sodann aber auch einen regulatorischen Einfluss auf die mimischen Bewegungen ausüben wird, dieselben also verfeinern wird. Die Ausbildung der Mimik würde aber ev. abhängen von der Höhe der geistigen Ausbildung. Diese hängt wieder ab von der Höhe der Entwicklung des Gehirnes. Wir wissen, dass unsere menschlichen Vorfahren ein weniger hoch ausgebildetes Gehirn besessen haben. Wir können mit Sicherheit annehmen, dass das Gehirn der tierischen Vorfahren noch tiefer gestanden hat, und so können wir annehmen, dass mit der zunehmenden Gehirnentwicklung auch eine Entwicklung des elastischen Gewebes der für die Mimik in Betracht kommenden Haut Hand in Hand gegangen ist. Wie ich oben schon ausgeführt habe, kann diese Entwicklung bei den verschiedenen Menschenstämmen zu verschiedenen Endtypen geführt haben, die wir jetzt bei den verschiedenen Rassen usw. vorfinden, und sie kann verschieden hoch gegangen sein, dieses letztere wieder im Zusammenhange mit und in Abhängigkeit von der Höhe der geistigen Entwicklung in jedem Falle. So würde also ein Zusammenhang bestehen zwischen der geistigen

Entwicklung und der Ausbildung der elastischen Fasern, was zuerst sehr sonderbar erscheint. Daher dann auch der niedere Typus bei dem Australier und Melanesier. Daher vor allem die niederen Typen bei den beiden Cercopithecusarten. Diese erinnern an die menschlichen Embryonen. Dass sich beim Menschen die Knäuelschicht erst während des Kindesalters entwickelt, scheint mir auch dafür zu sprechen, dass sie phylogenetisch ein verhältnismässig junger Erwerb ist. In meiner Hautdrüsenarbeit (1917) habe ich hervorgehoben, dass die Rückbildung der a-Drüsen und die Ausbildung der e-Drüsen, nach der Ontogenese zu schliessen, erst verhältnismässig spät eingetreten ist, aber, wie ich jetzt feststellen kann, doch wesentlich früher als die Ausbildung der Knäuelschicht. Dass das so gewesen sein muss, wird man auch durchaus verständlich finden. Nach dem Gesagten würde man also diese mehr oder weniger stark, teilweise ausserordentlich stark ausgebildete elastische Schicht in dem Stratum superius bezeichnen können als die „Elastica mimica“ der Haut, womit nicht gesagt sein soll, dass den tiefer liegenden elastischen Fasern keine Rolle bei der Mimik zukommt, es wird dieser obersten, unmittelbar unter der Epidermis liegenden Schicht, die vielfach am stärksten von allen ausgebildet ist, nur eine ganz besondere und voraussichtlich auch besonders wichtige Rolle zukommen. An ihr treten nach dem Gesagten die Unterschiede zwischen den Rassen usw. am stärksten hervor, und ich habe nachweisen können, dass es Rassen und Stämme gibt, welche eine solche „Elastica mimica“ in verschieden hoher Ausbildung besitzen, und andere, denen sie fehlt. Bei diesen letzteren konnte sich dann das weitere elastische Gewebe des Corium wieder noch verschieden verhalten. Aus diesem Grunde kann man ihr auch mit Recht den vorgeschlagenen Namen geben, um sie kurz hervorzuheben und zu bezeichnen. Nun liegt die Sache aber doch noch nicht ganz so einfach und klar, als es nach dem eben Gesagten scheinen könnte. Rothmann und Tauber (1915) heben nach Beobachtung der Schimpansen auf der Station in Teneriffa besonders hervor:

„dass die Mimik des sehr beweglichen Mundes, vor allem der Oberlippe, mit Bewegungen für Unlust, Schmollen, Freude, Angst usw. weit die des Menschen übersteigt und wahrscheinlich in vielen kleinen Modifikationen weitgehende Verständigungsmöglichkeiten der Schimpansen darbietet.“ (S. 15.)

Ebenso kommt Hans Virchow (1915, S. 75 und 76) bei seiner Bearbeitung der Gesichtsmuskeln der Schimpansen zu dem Schlusse, dass die Gesichtsmuskulatur dieser Tiere keine geringere Differenzierung zeigt als die des Menschen. In der Gegend, wo die Komplikation der Muskeln am grössten ist, in der Umgebung des Mundes, hat sich beim Schimpansen ein Grad der Differenzierung gezeigt, welcher denjenigen übertrifft, der vom Menschen beschrieben zu werden pflegt. Höchstens könnte man noch erwarten, dass, wenn die Präparation der menschlichen Mundmuskulatur mit grösserer Genauigkeit durchgeführt wird, sich ein ebenso grosser Reichtum findet wie beim Schimpansen. Virchow sagt dann weiter, dass die aprioristische Annahme, dass, da die Gesichtsmuskulatur dem Ausdrucke des Seelenlebens dient, diese nun auch mit zunehmender Ausbildung des Gehirnes eine höhere Differenzierung zeigen müsse, die Neigung befördert habe, bei farbigen Rassen, so namentlich beim Neger, eine geringere Differenzierung als beim Europäer zu finden. Virchow selbst kann sich dieser Meinung durchaus nicht anschliessen, er hat früher hervorgehoben (1912), dass diese Muskulatur eine gewisse „Unruhe“ und Neigung zur Schichtenbildung zeige (S. 222), was eher für eine grössere Differenzierung spricht als beim Weissen. „Sieht man nun gar, dass beim Schimpansen die Differenzierung ebenso hoch ist, so fühlt man sich doch veranlasst, einmal ernstlicher darüber nachzudenken, in welchen Verhältnissen anatomische und funktionelle Differenzierung bei den Gesichtsmuskeln zueinander stehen mögen. Hierüber wäre mancherlei zu sagen, was ich aber unterlasse, da es zum grossen Teil auf Unbestimmtheiten und Vermutungen hinauslaufen würde. Ich will nur das eine bemerken, dass wir nicht einfach funktionelle Differenzierung der Gesichtsmuskeln und seelische Differenzierung identifizieren dürfen. Es ist sogar sehr wohl denkbar, dass eine seelisch niedriger stehende Rasse, deren Affekte in gewaltsamer und ungezügelter Weise in den Gesichtszügen toben, eine stärker differenzierte Muskulatur hat, und dass eine höher kultivierte Rasse, bei welcher die Erregungen gedämpft und beherrscht sind, eine vereinfachte Bildung der Gesichtsmuskeln zeigt. Ob aber irgendwelche funktionell bedingten Rassenunterschiede, die doch nur schwach sein könnten, überhaupt unterscheidbar sein werden auf einem Gebiete, auf welchem die rein morphologischen Varianten so bedeutend sind, ist auf jeden Fall sehr fraglich.“

Das hier von Virchow Gesagte erscheint mir sehr beachtenswert.

Eine jede mimische Bewegung besteht aus zwei Komponenten, der Muskelkontraktion und der durch diese bewirkten Verschiebung der Haut. An dieser

letzteren erkennen wir die mimische Bewegung überhaupt erst, die Muskelkontraktion sehen wir niemals. Die letztere liefert die rohe Grundbewegung, die Haut gibt erst den feineren natürlichen Ausdruck. Die Haut legt sich bei jeder bestimmten Bewegung in bestimmte Falten, die allmählich bleibend werden, und um so tiefer werden, je öfter sie sich bilden müssen, je mehr im Alter das Fett schwindet und je mehr die elastischen Fasern der Haut degenerieren und daher die Elastizität der Haut nachlässt. Je stärker daher in der Haut die elastischen Fasern entwickelt sind, um so weniger leicht werden sich bleibende Falten bilden, um so grösser wird allerdings auch der Unterschied sein zwischen der jugendlichen und der Greisenhaut. Verlaufen die elastischen Fasern in der Haut der Hauptsache nach in bestimmten Richtungen, so werden die entstehenden Falten je nach der Richtung des Faserverlaufes sich verschieden verhalten, verlaufen sie nach allen Richtungen gleichmässig, so wird auch die Faltenbildung eine sehr gleichmässige sein. Liegt die für die mimischen Bewegungen hauptsächlich in Betracht kommende Schicht von elastischen Fasern sehr oberflächlich, so wird ihr Einfluss auf die sichtbare Faltenbildung am bedeutendsten sein. Überlegt man sich das eben Gesagte, dann tritt die Bedeutung der dicht unter der Epidermis gelegenen „Elastica mimica“ deutlich hervor. Sie liegt so günstig wie möglich und zeigt bei den verschiedenen Rassen eine sehr verschiedene Bildung.

Den eigentlichen Grund für diese so interessante Verschiedenheit der Entwicklung der „Elastica mimica“ kennen wir ja noch nicht, dass aber das mimische Nervensystem dabei eine Rolle spielt, ist wohl sehr wahrscheinlich. Weiter wird aber auch der gesamte Körperbau ein anderer sein müssen; das ist ja aber auch an sich klar, dass der gesamte Körperbau einer Rasse ein anderer sein muss als der einer jeden anderen. Der Urstamm, von dem die Menschen einerseits, die Anthropoiden andererseits sich abgezweigt haben, hat sehr wahrscheinlich schon eine gut differenzierte mimische Muskulatur besessen. Diese ist beiden Zweigen gemeinsam geblieben und weiter vervollkommenet worden. Die Haut in ihrem feineren Bau, so auch in Bezug auf die elastischen Fasern, hat sich aber bei den beiden Zweigen verschieden entwickelt. Hier kommt nun auch das Moment zur Geltung, auf das Virchow hingewiesen hat, dass niedriger stehende Wesen

eine stärker ausgebildete mimische Muskulatur, quantitativ namentlich, besitzen können als höher stehende. Bei ihnen dient eben die Mimik noch als Ersatz der sehr wenig entwickelten Lautsprache. Diese Wesen „sprechen“ mit den mimischen Muskeln. Die höheren Wesen sprechen mit den Sprachmuskeln und gleichzeitig auch mit den mimischen Muskeln, aber je höher sie stehen, um so mehr mit den Sprachmuskeln. Dass aber auch wir höchststehende Wesen noch sehr viel mit den mimischen Muskeln sprechen, können wir leicht bei jeder Kinovorstellung feststellen. Selbstverständlich ist für jede höheren geistigen Zwecken dienende Unterredung die mimische Sprache unzureichend, und so musste, bevor derartigen Bedürfnissen genügt werden konnte, erst die wirkliche artikulierte Lautsprache sich ausgebildet haben. Von jenem Urstammvater her mit schon verhältnismässig gut entwickelter mimischer Muskulatur, aber ohne sonstige Sprache, mit Ausnahme einer tiefstehenden Lautsprache, werden sich daher der Anthropoiden- und der Menschenzweig so weiterentwickelt haben, dass bei beiden die „mimische Sprache“ zunächst sich weiter entwickelte, dann aber bei dem Menschenzweige die artikulierte Lautsprache mit der besonderen Ausbildung der Sprachmuskeln entstand, wie ich das vor kurzem in zwei Arbeiten (1919 a u. b) eingehend besprochen habe. Bei dem Menschenzweige genügten eben die mimischen Sprachmuskeln der immer weiter gehenden Ausbildung des Gehirnes nicht mehr zum sprachlichen Ausdrucke, und eben diese selbe Zunahme in der Ausbildung des Gehirnes befähigte diesen Zweig dazu, die Differenzierung der Sprachmuskeln zur artikulierten Lautsprache vor sich gehen zu lassen. Bei dieser weiteren Entwicklung nun müssen auch die so seltsamen Unterschiede in der Entwicklung der elastischen Fasern bei den verschiedenen Rassen und Stämmen eingetreten sein. Der Urstammvater wird seinerzeit voraussichtlich einen Typus besessen haben, der dem der jetzigen Affen oder der menschlichen Embryonen etwa entsprach.

Wir können also wohl annehmen, dass als Verständigungsmittel bei den höchsten Säugetieren auftraten: zuerst einzelne Laute, die sich mehr und mehr differenzierten, dann die Mimik, die „mimische Sprache“, wie man direkt sagen kann, denn zur Verständigung diente sie, dann, aus den sich



immer mehr differenzierenden Lauten sich herausbildend, die artikulierte „Lautsprache“, unsere jetzige eigentliche Sprache, neben der immer noch sich vervollkommnenden und verfeinernden Mimik. Zu dieser Verfeinerung der Mimik trugen dann wesentlich die elastischen Fasern der Haut bei. Wie man bei der weiteren Entwicklung endlich die Sprache dazu benutzte, seine Gedanken nicht zu verraten, so hinderte man absichtlich die Tätigkeit der Mimik, die ausserdem immer mehr überflüssig wurde, je höher die Lautsprache sich entwickelte. Wir können also bei den höchsten Säugetieren, vor allem dem Menschen, auch jetzt noch direkt von zwei Sprachen reden: von der mimischen und von der Lautsprache. Ganz geklärt ist durch diese Betrachtungen die Bedeutung der „Elastica mimica“ und der Verschiedenheiten derselben bei den verschiedenen Menschenstämmen natürlich keineswegs, dazu werden noch weitere ausgedehnte Untersuchungen nötig sein, die von Forschern ausgeführt werden müssen, denen ein grosses Menschenmaterial zu Gebote steht.

Die hier gegebenen Abbildungen sind noch nach einer anderen Richtung hin recht interessant. Die Parotidengegend gehört zum Gebiete des Bartes und so prägt sich die Stärke dieses und ausserdem die zu ihm gehörige Drüsenentwicklung auf den Bildern aus. Von den Drüsen gehören zum Barte direkt die Haardrüsen (Talgdrüsen) und die apokrinen Drüsen, die a-Drüsen. Die ekkrinen Drüsen, die e-Drüsen, haben mit den Haaren und daher mit dem Barte nichts zu tun und gehören nur zur Haut (Schiefferdecker 1917). Stärkere Bartentwicklung zeigen von den vorliegenden Bildern nur das von der deutschen und das von der Australierhaut. Von der letzteren wurde mir auch mitgeteilt, dass es sich um einen älteren Mann mit starkem Bartwuchse handle. Vergleicht man nun die Bartbilder miteinander, so fällt der ungemein grosse Reichtum an Haardrüsen bei dem Australier auf. Die Figuren sind alle bei derselben Vergrösserung gezeichnet, und die dargestellte Dicke der Haut ist stets so bemessen worden, dass das erste Auftreten von Fett die untere Grenze bildet, es sollten eben nur Epidermis und Corium coactum dargestellt werden. Nun ist diese untere Grenze ja nicht ganz gleichmässig zu ziehen: an manchen Stellen beginnt die Fettschicht schon etwas höher als an anderen, immer-

hin ist so doch eine gewisse Gleichmässigkeit in der Abgrenzung bei den verschiedenen Bildern erreicht worden. Bei der Betrachtung der Bilder fällt nun ausser dem grossen Reichtum an Haardrüsen in der Australierhaut ihre grosse Dicke gegenüber der deutschen Haut auf. Hier auf den Bildern direkt gemessen beträgt die mittlere Dicke der deutschen Haut 64 mm, die mittlere Dicke der Australierhaut auf der grossen Abbildung 96 mm und auf der kleineren sogar 108 mm. Die Australierhaut — von der Oberfläche der Epidermis bis zur Subcutis gemessen — ist also gut  $1\frac{1}{2}$  mal so dick als die deutsche Haut. In dieser recht dicken Haut liegen nun ausser den Haaren, wie schon erwähnt, ganz ausserordentlich grosse, stark entwickelte Haardrüsen. Sie sind so gross, dass sie z. B. auf der kleineren Abbildung (Fig. 22) fast durch die ganze Dicke des Corium coactum hindurch bis in die Nähe der Fettschicht reichen. Man muss daraus schliessen, dass die Wangenhaut dieses Mannes sehr stark fettig gewesen ist. Da mir Hautstücke von anderen Körperstellen des Australiers nicht zu Gebote standen, war es mir nicht möglich festzustellen, ob auch an solchen eine so starke Entwicklung der Haardrüsen vorhanden ist. Von a-Drüsen ist auf den hier dargestellten Stellen nichts zu sehen, von e-Drüsen sieht man etwas auf Fig. 21, doch treten diese Drüsen ganz zurück gegenüber den Haardrüsen. In meiner Hautdrüsenarbeit (1917) habe ich nachweisen können, dass bei diesem Australier auch apokrine Drüsen in der Parotidengegend vorkommen. Es war dies der einzige Fall unter den von mir untersuchten Menschen. Sie waren indessen nicht sehr zahlreich und fehlten an den hier gezeichneten Stellen.

Reduziert man die Grösse der bei anderen Vergrösserungen gezeichneten Haut des Embryo und des Neugeborenen auf die Vergrösserung des Erwachsenen, so erhält man für die erstere eine Dicke von 29 mm und für die letztere eine solche von 36 mm. Die Haut des Embryo von 6—7 Monaten ist also noch nicht ganz halb so dick wie die des Erwachsenen, die des Neugeborenen etwas mehr als halb so dick (29 und 36 : 64 mm, genau 1 : 2,22 und 1 : 1,78).

Vergleicht man die Haut der beiden Cercopitheci mit den angegebenen Maßen, so ergibt sich nach entsprechender Reduktion für *C. sabaues* eine Dicke von 34 mm, die also ziem-

lich genau der Hautdicke des Neugeborenen entspricht, für *C. callitrichus* eine solche von 45 mm, also eine wesentlich grössere Zahl.

Die Haut des Berber ist wieder recht dünn, ihre Dicke beträgt nur 48 mm, bleibt also um 16 mm hinter der des Deutschen zurück und beträgt 75 % der Dicke dieser. Die Haut des Ovambo und des Chinesen haben etwa die gleiche Dicke wie die des Deutschen.

Ausser der spezifischen Schicht, der „*Elastica mimica*“, besitzt das Corium auch in den übrigen Schichten elastische Fasern. Soweit ich bis jetzt gesehen habe, haben diese nichts Spezifisches, sie sind dagegen etwas verschieden an Menge. Auch diese Verschiedenheit tritt auf den bei 40 facher Vergrösserung gezeichneten Bildern recht gut hervor, diese sind ja eben Übersichtsbilder für alle solche Dinge. Die geringste Menge von elastischem Gewebe auf den vorhandenen Bildern scheint der Chinesen zu haben. Es ist aber sehr möglich, dass bei diesen Mengenverhältnissen auch individuelle Verschiedenheiten eine vielleicht nicht unwesentliche Rolle spielen können. Um diese Frage zu entscheiden, müsste erst wieder ein weit grösseres Material gesammelt werden.

### Ergebnisse.

1. Bei dem fibrillären Bindegewebe kann man in Bezug auf die Färbbarkeit der Fibrillen durch die spezifische Callejafärbung zwei Arten unterscheiden, die auch in sonstigen Eigenschaften verschieden sein müssen. Ich unterscheide darnach ein „färbbares“, „chromophiles“ Bindegewebe und ein „nicht färbbares“, „chromophobes“. Das erstere entspricht dem, das ich auch schon als „fukrales“, das zweite dem, das ich bisher als „nutritives“ oder „argentophiles“ bezeichnet habe, und das sonst auch als „Gitterfasern“ oder „präkollagenes“ Bindegewebe bezeichnet worden ist. Beide Arten sind weit verbreitet.

2. Elastische Fasern finden sich in beiden Arten des Bindegewebes, sie vermögen sich also in beiden zu bilden. Meiner Meinung nach bilden sie sich in der Grundsubstanz des Bindegewebes.

3. Das Bindegewebe muss einen bestimmten Reifezustand erreicht haben, damit überhaupt elastische Fasern sich in ihm

zu bilden vermögen. Dies geht hervor aus den phylogenetischen und ontogenetischen Beobachtungen.

4. In den aus Bindegewebe und einem anderen Gewebe zusammengesetzten Organen muss ausser dem nötigen Reifezustande des Bindegewebes noch eine bestimmte, spezifische Einwirkung dieses anderen Gewebes auf das Bindegewebe dazukommen, damit elastische Fasern sich bilden können. Diese Beeinflussung wird wahrscheinlich geschehen durch die „innere Ausscheidung“.

5. Auch bei dem elastischen Gewebe scheint es nach den vorliegenden Mitteilungen eine Form, ev. eine Vorstufe, zu geben, welche nicht mit unseren jetzigen Mitteln spezifisch färbbar ist. Die näheren Eigenschaften dieses Gewebes sind noch nicht bekannt, es ist daher noch zweifelhaft, ob man es überhaupt zum elastischen Gewebe zu rechnen hat. Man würde demgemäss auch bei dem elastischen Gewebe ev. ein „färbbares“ oder „chromophiles“ und ein „nicht färbbares“ oder „chromophobes“ zu unterscheiden haben. Das erste würde dann wieder in die folgenden Abteilungen zerfallen:

a) Ein Gewebe mit besonders heller und eigenartiger Färbung nach Resorcin-Fuchsin: *Elastica chordae* von Petromyzon.

b) Das voll ausgebildete elastische Gewebe mit dunkler spezifischer Färbung nach Resorzin-Fuchsin: bei allen höher als Petromyzon stehenden Tieren, weit verbreitet durch den Körper hin.

c) Das durch das Alter veränderte elastische Gewebe mit seiner eigenartigen Färbbarkeit und brüchigen Beschaffenheit (Unna).

6. In dem Corium der menschlichen Haut möchte ich unterscheiden die folgenden fünf Schichten: 1. die „subepitheliale Schicht“, das „Stratum subepitheliale“, 2. die „obere Schicht“ des Corium, das „Stratum superius“, 3. die „mittlere Schicht“ des Corium, das „Stratum medium“, 4. die „untere Schicht“ des Corium, das „Stratum inferius“, 5. die „Fettschicht“ des Corium, das „Stratum adiposum“. Die ersten vier Schichten bestehen aus verfilzten Bindegewebsfaserbündeln, sie stehen dadurch im Gegensatz zur 5. Schicht, bei der das Fettgewebe das charakteristische Element ist. Ich möchte infolgedessen die ersten vier Schichten unter einem gemeinsamen Namen zusammenfassen als eine obere

Abteilung des Corium, als „Corium coactum“ (das fest verfilzte Corium), gegenüber einer unteren Abteilung, dem „Corium adiposum“. Dieses letztere könnte dann entweder direkt mit diesem Namen bezeichnet werden oder als „Stratum adiposum corii“.

7. In der Wangenhaut und von hier ausstrahlend in die Umgebung, ev. bis in die Oberlippe und durch die Schläfenhaut bis in die Stirnhaut hinein, liegt bei den Deutschen eine Schicht des „geknäuelten elastischen Gewebes“, einer besonderen Art des elastischen Gewebes, in dem Stratum superius. Da diese Schicht ganz ähnlich aussieht wie die Krollhaarfällung von Kissen, so habe ich sie seinerzeit auch als „Kissenschicht“ bezeichnet. Selbstverständlich ist die Funktion dieser „Kissenschicht“ oder „Knäuelschicht“ eine absolut andere als die der Krollhaare in einem Kissen. Die „elastische Kissenschicht“ der Haut wirkt nur wie ein sehr dichtes und starkes elastisches Netz, das nach allen Seiten gleichmässig entwickelt ist und daher auch eine sehr gleichmässige Spannung der Haut nach allen Richtungen bewirkt, etwa wie eine dünne Gummiplatte.

8. Ontogenetisch findet man beim Deutschen die ersten Spuren der Knäuelschicht beim Neugeborenen. Ihre weitere Entwicklung muss also in die Kindheit fallen. Sie ist demnach phylogenetisch wohl als ein recht später Erwerb anzusehen, was auch ihrer Bedeutung nach wahrscheinlich ist.

Das elastische Gewebe der Haut der Parotidengegend entwickelt sich ontogenetisch beim deutschen Embryo vom Stratum medium des Corium aus nach oben und nach unten hin. In derselben Gegend treten auch die ersten gefärbten Bindegewebsbündel auf. Es scheint also auch hier wieder ein gewisser Reifezustand des Bindegewebes für die erste Entstehung des elastischen Gewebes nötig zu sein. Man beachte hierbei aber, dass gerade die Bildung des hochstehenden Knäuelgewebes in dem „nicht-färbbaren“, „chromophoben“ Bindegewebe vor sich gehen kann.

9. Vergleichend-anthropologisch habe ich die Knäuelschicht bisher gefunden: bei Deutschen, ferner bei drei Russen, einem Rumänen, Serben, allen Völkern, welche zu den Indoeuropäern gehören. Ferner bei einem Esten, Finnen, Mongoloiden, wie jetzt angenommen wird, und endlich bei einem Berber, hier allerdings etwas modifiziert, aber doch entschieden



nahe verwandt. Wie der Finne mit den anderen Völkern verwandt ist, lässt sich nicht sagen, vielleicht eine Urverwandtschaft aus Asien her. Dass europäische Völker aus Nordafrika eingewandert sind, ist schon möglich, daher dann Verwandtschaft mit dem Berber, noch wahrscheinlicher ist aber wohl, dass beide aus Asien eingewandert sind, und dass dort die Verwandtschaft bestand. Schliesslich könnte man auch noch an germanische Stämme denken, die bei der Völkerwanderung nach Nordafrika eingewandert sind.

10. Diese Knäuelschicht ist als eine „spezifische Schicht“ aufzufassen, als eine „*Elastica mimica*“. Diese Schicht kann bei verschiedenen Rassen und Stämmen in verschiedenen Formen auftreten und auch fehlen. Im letzteren Falle wird sie ersetzt durch das elastische Gewebe des gesamten Corium. Dieses wirkt selbstverständlich auch mit, wenn eine spezifische Schicht vorhanden ist, aber durch ihre oberflächliche Lage und durch die grosse Menge des in ihr enthaltenen elastischen Gewebes wird diese die Hauptwirkung ausüben.

Eine „*Elastica mimica*“ findet sich nach meinen Untersuchungen:

a) Bei den indoeuropäischen Völkern Europas (bis jetzt nachgewiesen bei: Deutschen, drei Russen, einem Rumänen, Serben), ferner bei einem Esten (Mongoloiden), Berber (Hamiten, hier etwas modifiziert) in Form einer aus geknäueltem elastischem Gewebe bestehenden Schicht.

b) Bei den Sudannegern (einschliesslich der Senegalneger) in Form einer starken Schicht von parallelfaserigem elastischem Gewebe, mit mehr oder weniger stark ausgesprochenen, der Fläche nach unter rechtem Winkel kreuzenden Bündeln. Auch auf diese Weise würde also eine ziemlich gleichmässige Spannung der Haut nach allen Richtungen hin erzielt werden, ähnlich wie bei der Knäuelschicht, doch wirkt diese letztere sicher weit stärker und vollkommener, ist also als eine höhere Einrichtung anzusehen.

c) Bei den Chinesen in Form einer starken Schicht von feinen, parallel verlaufenden elastischen Fasern mit feiner Wellung (auf dem Präparate), von der nach dem Stratum subepitheliale hin eine grosse Anzahl von feinen, leicht geschlängelten Fasern abtreten.

Als höchste Form von diesen würde ich die Knäueiform bei den indoeuropäischen Völkern, Esten und Berbern ansehen. Ob dann zunächst die Negerform folgen würde oder die Chinesenform, muss ich noch zweifelhaft lassen, wahrscheinlich ist es mir, dass die letztere Form die höhere sein wird.

Keine *Elastica mimica* besitzen die Javanen, Ovambo (Bantu), Melanesier und Australier (bei je einem Menschen untersucht).

Diese stehen also sämtlich tiefer als die vorigen Stämme. Von diesen Völkern

a) zeigen die Ovambo (Bantu) insofern noch eine Differenzierung, als bei ihnen die starken elastischen Faserbündel der oberen Schichten bis durch die mittlere Schicht hindurch, die spitzwinkelige Maschen bilden, der Haut die Hauptelastizität verleihen, während ganz oben, dicht an dem Strat. subepith. noch eine ähnliche feinere Schicht liegt.

b) Bei den Javanen verhält sich das elastische Gewebe des ganzen Corium bis oben hin im wesentlichen gleich.

c) Die Melanesier zeigen einen Bau, bei dem das im ganzen schwache elastische Gewebe gerade nach oben zu immer schwächer wird, es würden hier also hauptsächlich die Fasern der tieferen Schichten wirken, doch sind auch diese nicht stark.

d) Bei den Australiern ist wiederum das elastische Gewebe der Mittelschicht das stärkst entwickelte. Weiter ist aber merkwürdigerweise das elastische Gewebe des Strat. sup. sehr verschieden gebildet: bald parallelfaserige Bündel aus ziemlich starken Fasern, bald durcheinandergewirrte feine Fasern, bald finden sich Stellen ohne elastisches Gewebe.

Die zuletzt genannten beiden Stämme, die Melanesier und Australier, scheinen mir am tiefsten zu stehen, und von den beiden die Australier noch tiefer als die Melanesier.

11. Es ist nach dem Gesagten möglich, dass die Art der Ausbildung des elastischen Gewebes in der Parotidengegend resp. der Haut des mimischen Teiles des Kopfes, dabei vor allem auch der „*Elastica mimica*“, als Leitfaden wird dienen können für den Nachweis der Zusammenhänge und Verschiedenheiten zwischen den Rassen und Völkergruppen, geradeso, wie ich es für die Hautdrüsen angenommen habe.

12. Wo die Knäuelschicht in gleicher Weise ausgebildet ist, bei Indoeuropäern, Esten und Berbern, kann sich das Bindegewebe noch verschieden verhalten: es kann in ganzer Ausdehnung „nicht färbbar“ sein, es kann mit „färbbarem“ mehr oder weniger stark gemischt sein und endlich kann es fast ganz „färbbar“ sein. Dieses letztere fand sich allerdings nur bei dem Berber. Bei allen übrigen Völkertypen enthält die Schicht nur „färbbares“, „chromophiles“ Bindegewebe, gleich dem des ganzen Corium. Vielleicht würde dieses Verhalten des Bindegewebes noch eine Verfeinerung in der Einteilung der Völkertypen gestatten, es könnte aber auch individuell sein. Dieses Verhalten des Bindegewebes ist sehr wichtig, denn es beweist, dass das ganze Bindegewebe bei den verschiedenen Völkern sich verschieden verhält. Das Bestehenbleiben des „nicht färbbaren“ Bindegewebes in der spezifischen Schicht muss aus irgend einem noch unbekannten Grunde gerade bei den höchststehenden Völkern notwendig sein, d. h. durch ihren Körperbau bedingt sein.

13. Auch hier in der Haut würde also elastisches Gewebe und sogar solches von sehr hoher Ausbildung in „chromophobem“ Bindegewebe sich bilden können, geradeso wie im Muskel.

14. Bei zwei Arten von *Cercopithecus* zeigte sich das elastische Gewebe in der Haut der Parotidengegend im ganzen nur sehr schwach entwickelt und besonders schwach auch wieder gerade in den oberen Schichten. Diese Bilder erinnern daher in etwas an embryonale Zustände des deutschen Menschen. Anthropoiden habe ich auf ihr Verhalten noch nicht untersuchen können, da ich aber in der dorsalen Haut des Handgelenkes bei einem Gorilla nur sehr wenig elastisches Gewebe gefunden habe, und da die Affen auch an anderen Hautstellen nur sehr wenig elastisches Gewebe besitzen, so wird diese geringe Entwicklung des elastischen Gewebes in der Haut wohl eine allgemeine Eigenschaft der Affen sein und auf ihren Körperbau im Ganzen zurückzuführen sein. Es scheint demnach, dass der Stammvater für Menschen und Affen nur wenig elastisches Gewebe in der Haut besessen hat, dass die Menge dieses bei den Affen und Anthropoiden kaum zugenommen hat, dass aber im Menschenstamme eine wesentliche Zunahme eingetreten ist, die allerdings bei den verschiedenen Rassen an der hier untersuchten Körperstelle sehr verschieden stark ist. Diese Verschiedenheit in der

Menge des elastischen Gewebes würde einen wesentlichen Unterschied zwischen dem Menschen- und Affenkörper bilden.

15. Die starke elastische Schicht in dem *Strat. superius* des *Corium* wird für die Mimik von wesentlicher Bedeutung sein, sie findet sich ja auch nur in dem mimischen Abschnitte der Kopfhaut, ich möchte sie daher als „*Elastica mimica*“ bezeichnen. Da die Ausbildung der Mimik von der Ausbildung des Gehirns abhängt, wenigstens bis zu einer bestimmten Stufe dieser, so würde eine Abhängigkeit der Höhe der Ausbildung dieser *Elastica* von der Gehirnentwicklung gegeben sein.

16. Die Höhe der Ausbildung des mimischen Muskelapparates, wenigstens soweit er sich durch Präparation darstellen lässt, geht nur bis zu einem gewissen Grade parallel der Höhe der geistigen Ausbildung, nimmt diese noch weiter zu, so bleibt der mimische Apparat zurück. Er kann daher bei tiefer stehenden Wesen, z. B. den Anthropoiden, höher entwickelt sein als beim Menschen, und bei tiefer stehenden Menschenstämmen höher als bei höher stehenden.

Eine jede mimische Bewegung besteht aus zwei Komponenten: aus der Muskelkontraktion und aus der Verschiebung der Haut, durch welche letztere wir sie überhaupt erst wahrnehmen. Auf diese Hautverschiebung wird nun die dicht unter der Epidermis gelegene „*Elastica mimica*“ von wesentlichem Einflusse sein.

17. Das soeben Gesagte wird verständlich, wenn man berücksichtigt, dass man bei den höchsten Säugetieren inklusive des Menschen drei verschiedene Stufen der Sprachentwicklung annehmen muss:

a) Eine einfache Lautsprache, bestehend aus einzelnen Lauten, die sich allmählich mehr und mehr differenzieren.

b) Eine mimische Sprache. Das Tier spricht neben der weiteren Differenzierung der einzelnen Laute mit seinen mimischen Muskeln. Daher die immer weitergehende Entwicklung dieser bis zu hoher Ausbildung. So z. B. bei den Anthropoiden. Bei den höheren Stufen, den Menschenstämmen, dann zunächst noch eine allmähliche feinere Differenzierung der Mimik durch die immer höhere Ausbildung der „*Elastica mimica*“.

c) Während dieser weiteren Differenzierung der mimischen Sprache geht auch die Entwicklung der Lautsprache

weiter, bis diese die mimische Sprache überflügelt und sich dann als Hauptsprache, als „artikulierte Sprache“, weiter entwickelt, wobei aber die mimische Sprache weiter bestehen bleibt und sich weiter verfeinert, allerdings aber allmählich auch mehr und mehr überflüssig wird und daher beim Menschen der Jetztzeit sich nicht mehr stärker, höchstens feiner entwickelt. Dieses ist der Zustand, wie er jetzt bei den verschiedenen Völkern in sehr verschiedenen Formen und Graden der Entwicklung vorhanden ist. Bei dieser allmählichen höheren Ausbildung der Lautsprache tritt dann die Umbildung der Kaumuskeln zu Sprachmuskeln ein, die ich beschrieben habe (1919 a und b).

18. Es konnte die Dicke der Haut in den untersuchten Fällen mit einander verglichen werden, ebenso die Ausbildung der Drüsen, wobei sich für den Australier stark abweichende Verhältnisse ergaben. Ferner konnte auch die Menge des sonstigen elastischen Gewebes verglichen werden, wobei es sich herausstellte, dass der Chinese verhältnismässig wenig elastisches Gewebe zu besitzen schien, noch weniger wohl der Melanesier. Doch ist es sehr möglich, dass hierbei individuelle Verschiedenheiten eine grössere Rolle spielen. Ist es doch überhaupt selbstverständlich notwendig, auf dieser Arbeit basierend, ausge dehnte Untersuchungen bei den verschiedensten Völkern anzustellen, was mir zu meinem grossen Bedauern nicht möglich war.

19. Die von mir hier mitgeteilten Beobachtungen erbringen den Beweis, dass dasselbe Gewebe, in diesem Falle das elastische Gewebe und das Bindegewebe, bei nahe verwandten Wesen an bestimmten Stellen des Körpers eine deutlich verschiedene Entwicklung zeigen kann, die auf die Verschiedenheit der ganzen Körperbeschaffenheit resp. auf korrelative und nervöse Einflüsse zurückgeführt werden muss. Es ist dies wohl der erste so umfassende Beweis, der bisher dafür geliefert worden ist.

20. Es wird jetzt die Sache der Forschungsreisenden sein, die Gesichtszüge der fremden Völker zu studieren und zu sehen, ob sich dabei etwas finden lässt, was dieser so verschiedenartigen Entwicklung des elastischen Gewebes entspricht. Dass bei eingehender Untersuchung solche Unterschiede zu finden sein müssen, scheint mir ganz sicher zu sein.

Es ist die vorliegende Arbeit eine aus der Reihe derer, die ich ausführe, um durch die mikroskopische Anatomie die Zusammen-



hänge und die Verschiedenheiten der Rassen und Stämme festzustellen und um so allmählich eine wirkliche Rassenkunde zu begründen.

### Literatur.

- Argaud (1908 und 1909): Recherches sur l'histotopographie des éléments contractiles et conjonctifs des parois artérielles chez les Mollusques et les Vertébrés. (Journ. de l'anat. et de la physiol., Année 44, 1908, p. 328—354, Année 45, 1909, p. 65—96, p. 176—221, 66 fig. dans le texte.)
- Aschoff, Albrecht (1892): Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Arterien beim menschlichen Embryo. (Schwalbes Morphol. Arbeit., Bd. 2, 1892, Heft 1, S. 1—35, mit 3 Doppeltaf.) Auch Inaug. Diss. Strassburg.
- Bonnet, Robert (1887): Haut und Anhang. (In: Ellenberger, W., Handb. d. vergl. Histol. und Physiol. der Haussäugetiere. S. 381—450.)
- v. Ebner, Victor (1902): In: A. Koellikers Handb. der Gewebelehre des Menschen. Bd. 3.
- Grünstein, N. (1896): Über den Bau der grösseren menschlichen Arterien in verschiedenen Altersstufen. (Arch. f. mikr. Anat., Bd. 47, Heft 3, S. 583—654, mit 2 Taf.)
- Klaatsch, Hermann (1893a): Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. I. Über den Urzustand der Fischwirbelsäule. (Morphol. Jahrb., Bd. 19, S. 649—680, mit 1 Taf. und 1 Fig. im Text.)
- Derselbe (1893b): Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. II. Über die Bildung knorpeliger Wirbelkörper bei Fischen. (Morphol. Jahrb., Bd. 20, S. 143—186, mit 1 Taf. und 6 Fig. im Text.)
- Kollmann, Julius (1877): Die Bindesubstanz der Acephalen. (Arch. f. mikr. Anat., Bd. 13.) Cit. n. Wetekamp.
- Rio-Hortega, P. del (1916) Nuevas reglas para la coloración constante de las formaciones conectivas, por el método de Achúcarro. (Trab. Labor. Invest. Biol. Univ. Madrid. T. 14, p. 181—188.)
- Rothmann, M. und Teuber, E. (1915): Aus der Anthropoidenstation auf Teneriffa. I. Ziele und Aufgaben der Station sowie erste Beobachtungen an den auf ihr gehaltenen Schimpansen. (Abhandl. der Kgl. Preuss. Akad. d. Wiss. 1915, Physik.-Mathem. Kl., Nr. 2, S. 1—20.)
- Röthig, F. (1907: ersch. 1909) Entwicklung der elastischen Fasern. (Ergebn. der Anat. und Entwicklungsgesch., Bd. 17, S. 300—336.)
- Schiefferdecker, Paul (1896): Der Bau der Wandung der Blutgefässe. (Sitzungsber. der Niederrhein. Ges. für Natur- und Heilk., med. Sekt., 10. Febr. 1896, S. 14—22.)
- Derselbe (1903): Beiträge zur Kenntnis der Myotonia congenita, der Tetanie mit myotonischen Symptomen, der Paralysis agitans und einiger anderer Muskelkrankheiten, zur Kenntnis der Aktivitätshyperthrophie

- und des normalen Muskelbaues. Mit klinischen Beiträgen von Prof. Fr. Schultze. (Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilk., Bd. 25, H. 1—4, S. 1—345, mit 15 Taf.)
- Derselbe (1909): Muskeln und Muskelkerne. Leipzig, Joh. Ambros. Barth. IX u. 317 S., mit 20 Fig. im Text.
- Derselbe (1911): Untersuchungen über den feineren Bau und die Kernverhältnisse des Zwerchfelles in Beziehung zu seiner Funktion sowie über das Bindegewebe der Muskeln. (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 139, S. 337—427, mit 7 Textfig. und 4 Fahnentab.)
- Derselbe (1911): Untersuchung einer Anzahl von Muskeln von *Rana esculenta* in Bezug auf ihren Bau und ihre Kernverhältnisse. (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 140, S. 363—435.)
- Derselbe (1911): Untersuchungen über die Rumpfmuskulatur von *Petromyzon fluviatilis* in Bezug auf ihren Bau und ihre Kernverhältnisse, über die Muskelfaser als solche und über das Sarkolemm. (Arch. f. mikr. Anat., Bd. 78, S. 422—495, mit 2 Taf. und 3 Fig. im Text.)
- Derselbe (1913): Untersuchung einer Anzahl von Muskeln von Vögeln in Bezug auf ihren Bau und ihre Kernverhältnisse. (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 150, S. 487—548, mit 9 Fig. im Text.)
- Derselbe (1913): Der histologische und mikroskopisch-topographische Bau der Wangenhaut des Menschen. (Arch. f. Anat. und Physiol., Jahrgang 1913, Anat. Abt., S. 191—224, mit 3 Taf.)
- Derselbe (1916): Untersuchung des menschlichen Herzens in verschiedenen Lebensaltern in Bezug auf die Grössenverhältnisse der Fasern und Kerne. (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 165, S. 499—564.)
- Derselbe (1917): Die Hautdrüsen des Menschen und der Säugetiere, ihre biologische und rassenanatomische Bedeutung, sowie die *Muscularis sexualis*. (Vorläufige Mitteilung.) (Biol. Zentralbl., Bd. 37, Nr. 11, S. 534—562.)
- Derselbe (1917): Über die Ernährung der Blutgefässwandung, über Lymphbahnen in derselben und über Epithel, Endothel und Kittsubstanzen. (Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., Jahrg. 1917, Heft 4—6, S. 199 bis 322, mit 1 Taf.)
- Derselbe (1919 a): Untersuchung einer Anzahl von Kaumuskeln des Menschen und einiger Säugetiere in Bezug auf ihren Bau und ihre Kernverhältnisse nebst einer Korrektur meiner Herzarbeit (1916). (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 173, H. 4—6, S. 265—384, mit 36 Textabb.)
- Derselbe (1919 b): Über die Differenzierung der tierischen Kaumuskeln zu menschlichen Sprachmuskeln. (Biol. Zentralbl., Bd. 39, Nr. 9, S. 421 bis 432.)
- Unna, P. G. (1891): *Ulerythema acneiforme*. (Intern. Atlas selt. Hautkrankh. 1891, Hamburg u. Leipzig, Leopold Voss.)
- Virchow, Hans (1912): Über die Gesichtsmuskulatur von Negern. Verh. anat. Ges. 26. Vers. München, S. 217—234.
- Derselbe (1915): Gesichtsmuskeln des Schimpansen. (Abh. d. Kgl. Preuss. Akad. d. Wiss. 1915, Physik.-Mathem. Kl., Nr. 1, S. 1—81, mit 4 Taf. und 10 Textfig.)

Wetekamp, Fr. (1915): Bindegewebe und Histologie der Gefässbahnen von *Anodonta cellensis*. (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 112, S. 433—526, mit 40 Fig. im Text.)

Weule, K. (1912): Leitfaden der Völkerkunde. Leipzig und Wien, Bibliographisches Institut.

### Tafelerklärung.

Die zu dieser Arbeit gehörenden Abbildungen waren ursprünglich alle farbig gezeichnet. Der Not der Zeit gehorchend, mussten sie zum grössten Teile durch Autotypie in schwarz-weiss wiedergegeben und dabei verkleinert werden. Nur vier von ihnen, bei denen die farbige Wiedergabe unbedingt notwendig war, sind in Farbe und Grösse unverändert dargestellt worden. Ich danke dem Herrn Verleger für sein Entgegenkommen, dass er die ziemlich zahlreichen Tafeln dieser Arbeit wenigstens in dieser Art hat erscheinen lassen. Die elastischen Fasern treten in ihrer Anordnung, auf die es im wesentlichen ankommt, meist gut hervor.

#### Tafel VII.

Fig. 1. Längsschnitt durch die *Elastica chordae* von *Petromyzon fluviatilis*. Färbung mit Karmin-Resorcin-Fuchsin. Vergr. 260.

Die sämtlichen folgenden Abbildungen beziehen sich auf die Parotidengegend.

Fig. 2. Querschnitt durch die Haut eines Esten. Fixierung in Formol-lösung, 10 prozentig. Färbung nach Calleja. Vergr. 108.

Fig. 3. Dasselbe von einem Serben. Vergr. 108.

Fig. 4. Dasselbe von einem Berber. Vergr. 108.

#### Tafel VIII.

Fig. 5. Schnitt durch die Haut eines deutschen Mannes bis zum *Corium adiposum* hin. Ursprünglich gefärbt mit Karmin-Resorcin-Fuchsin und auch farbig gezeichnet, dann aber durch Autotypie schwarz-weiss wiedergegeben und dabei verkleinert. Fixierung in Formol-lösung, 10 prozentig. Das hier Gesagte gilt für alle weiteren Abbildungen. Jetzige Vergr. 40.

Fig. 6. Ein Stück aus einem Hautschnitte eines Esten, Knäuelschicht stärker vergrössert, um das Genauere zu zeigen. Vergr. 102.

Fig. 7. Haut von einem deutschen männlichen Embryo von 6—7 Monaten. Vergr. 102.

Fig. 8. Haut von einem deutschen männlichen Neugeborenen. Vergr. 70.

Fig. 9. Haut von Berber. Vergr. 40.

#### Tafel IX.

Fig. 10. Ein Stück aus dem Hautschnitte des Berbers, stärker vergrössert. Vergr. 102, entsprechend der Fig. 6.

Fig. 11. Haut eines Sudannegers Vergr. 40.

Fig. 12. Ein Stück aus dem Hautschnitte des Sudannegers, stärker vergrößert. Vergr. 102.

Fig. 13. Haut eines Ovambo. Vergr. 40.

#### Tafel X.

Fig. 14. Ein Stück aus dem Hautschnitte des Ovambo, stärker vergrößert. Vergr. 102.

Fig. 15. Haut eines Chinesen. Vergr. 40.

Fig. 16. Ein Stück aus dem Hautschnitte des Chinesen, stärker vergrößert. Vergr. 102. (Diese Abbildung hat durch die Verkleinerung wesentlich an Deutlichkeit verloren.)

#### Tafel XI.

Fig. 17. Haut eines Javanen. Vergr. 102.

Fig. 18. Haut eines Melanesiers. Vergr. 102.

Fig. 19. Haut von *Cercopithecus sabaeus*. Vergr. 70.

Fig. 20. Haut von *Cercopithecus callitrichus*. Vergr. 70.

#### Tafel XII.

Fig. 21 und 22. Haut von einem älteren und mit starkem Barte versehenen Australier. Vergr. 40.

# Die Panzerhaut der Weichschildkröte *Emyda granosa* und die funktionelle Bedeutung ihrer Strukturen.

Von

Prof. Dr. **W. J. Schmidt** in Bonn (Zoolog. Institut).

Hierzu Tafel XIII und XIV und 8 Textabbildungen.

Inhaltsübersicht:	Seite
Einleitung . . . . .	186
Die bisherigen Angaben über den Bau der unverknöcherten Haut der Schildkröten . . . . .	189
I. Der Bau der Lederhaut.	
1. Die histologischen Elemente der Lederhaut . . . . .	193
2. Die Architektur der Lederhaut . . . . .	195
a) Bündelschicht . . . . .	196
b) Filzschicht . . . . .	203
c) Verhalten der verschiedenen Schichten mit Rücksicht auf die Schale als Ganzes . . . . .	204
II. Der Bau der Oberhaut . . . . .	210
III. Die Epidermis-Kutisverbindung . . . . .	216
IV. Die funktionelle Bedeutung des Aufbaues der Panzerhaut . . . . .	224

## Einleitung.

*Emyda granosa* Schoepff (subsp. vittata Ptrs. = *E. ceylonensis* aut.) gehört jener Familie der Chelonier an, die nach den wulstigen Kieferanhängen die Lippenschildkröten, nach den dreikralligen Füßen die Trionychiden heisst und die im Gegensatz zu fast allen übrigen Schildkröten (Ausnahme Dermochelys) durch den Mangel von Hornschildern auf dem Panzer ausgezeichnet ist. Dass das Fehlen der genannten Hautelemente kein ursprünglicher Zustand ist, geht, abgesehen von allgemeinen Erwägungen über die Phylogenie der Schildkröten (vgl. Versluys 1914), aus der Tatsache hervor, dass bei manchen Trionychiden — und so auch bei *Emyda granosa* — auf dem Rückenschild Erhebungen vorkommen, die den morphologischen Wert von Schuppen besitzen (Goette 1899, Schmidt 1920), meist in der Jugend besser ent-



wickelt sind, mit zunehmendem Alter einer Rück- oder Umbildung anheimfallen und damit ganz unscheinbar werden. Abgesehen von diesen Schuppenrudimenten und einer undeutlich körnigen Skulptur, die, durch das Oberflächenrelief des darunter liegenden Knochens bedingt, nur der Rückenmitte und einzelnen Stellen der Bauchseite (über den sog. „Callositäten“ des knöchernen Bauchschildes) eigen ist und dem Tier zu einem Speziesnamen verholfen hat, erscheint bei *Emyda granosa* die Oberfläche glatt und ungefeldert. Dabei erlangt die Hornschicht der Epidermis bei den Trionychiden weder die Festigkeit noch die Dicke wie das „Schildpatt“ der übrigen (thekophoren) Schildkröten, sondern ist dünn und so weich, dass man mit dem Fingernagel in ihr Eindrücke hervorrufen kann.

Der knöcherne Panzer der Trionychiden ist schwach entwickelt: die am Aufbau des Bauchschildes (Plastron) beteiligten Stücke schliessen zeitlebens grössere, von unverknöchertem Bindegewebe erfüllte Lücken zwischen sich ein; im Rückenschild (Carapax) bilden die mit den oberen Bögen der Wirbel verschmolzenen Neuralplatten und die anschliessenden mit den Rippen vereinten Costalplatten eine Scheibe (Diskus), die sich auf den mittleren Teil des Rückens beschränkt, so dass ein ziemlich breiter häutiger Saum ringsum bestehen bleibt, in dem bei *Emyda granosa* und einigen anderen Arten isolierte Randknochen (Marginalia) liegen. Diese unverknöcherten Anteile des Panzers (daher die Bezeichnung Weichschildkröten), die beim jugendlichen Tier verhältnismässig umfangreicher sind als beim erwachsenen, machen den Gegenstand der folgenden Untersuchung aus. Gemäss den vorigen Angaben stehen Rücken- und Bauchschild seitlich nur in häutigem Zusammenhang und lassen eine vordere Schalenöffnung frei, aus der Kopf und Vorderbeine hervorgestreckt werden können, und eine hintere für die Hinterbeine; die letztere kann durch Anlegen der benachbarten, klappenartig abgesetzten Teile des Bauchschildes nach Einziehen der Hinterextremitäten weitgehend verschlossen werden.

Die Trionychiden bewohnen als gewandte Schwimmer — zwischen den Zehen spannen sich Verbindungshäute aus und die Vorderbeine sind mit Flossensäumen versehen — die grossen Flüsse warmer und heisser Gebiete, daher auch Flußschildkröten genannt (gelegentlich dringen manche von ihnen ins Meer vor).

Die starke Rückbildung des Knochenpanzers, die einer Verminderung des spezifischen Gewichtes gleichkommt, dürfte wie bei den Seeschildkröten im Zusammenhang mit dem Leben im Wasser entstanden sein.

Diese kurzen Angaben mögen hinreichen, auch einem mit den Schildkröten weniger vertrauten Leser die Züge der Organisation bei den Trionychiden wieder ins Gedächtnis zu rufen, die für die folgende Untersuchung von Bedeutung sind.

Das benutzte Material wurde von den Herren DDr. F. und P. Sarasin in Ceylon gesammelt, an den verstorbenen Bonner Zoologen Prof. Ludwig abgegeben und von diesem mir zur Bearbeitung überwiesen.<sup>1)</sup> Den letzteren kann mein Dank nicht mehr erreichen, die Herren DDr. Sarasin aber mögen versichert sein, dass ich bei der Untersuchung des vorzüglich konservierten Materials oft ihrer vorbildlichen Forscher- und Sammeltätigkeit gedachte.

Die Tatsache, dass nur C. K. Hoffmann (1878, 1890) und Ficalbi (1889) das Integument der Schildkröten mit ausgesprochener Rücksicht auf die histologischen Verhältnisse vorgenommen haben, liess eine erneute gründliche Bearbeitung des Gegenstandes wünschenswert erscheinen. Meine Absicht, eine allseitige Darstellung derselben zu geben, erfuhr durch die Kriegsverhältnisse eine langdauernde Verzögerung und Unterbrechung, so dass ich mich entschloss, hier nur einen der ins Auge gefassten Punkte genauer zu prüfen, nämlich den Bau des Panzers an den unverknöcherten Stellen. Einige Stichproben zeigten nämlich, dass der bindegewebige Teil der Schale einen erstaunlich regelmässigen, geradezu architektonischen Bau besitzt, von dem frühere Beobachter wesentliche Züge bereits erkannt haben, der aber keineswegs erschöpfend und in allen Punkten richtig geschildert wurde. Durch die strenge Gesetzmässigkeit seines Aufbaues verlockte das Objekt zu Betrachtungen über die funktionelle Bedeutung dieser Strukturen.

Das Sarasinsche Material umfasst eine Reihe nachembryonaler Altersstufen, deren kleinste 3,5 cm, deren grösste 13,5 cm

<sup>1)</sup> Auch meine Veröffentlichungen im Zoolog. Anz.: „Über den dermalen Ursprung der Neuralplatten bei den Schildkröten“ 1916 und „Über Schuppenrudimente und Hautsinnesorgane bei *Emyda granosa*“ 1920 fassen auf Sarasinschem Material.

misst. (Die Grössenangaben beziehen sich auf die Länge des Bauchschildes.) Die Tiere waren, eröffnet, im ganzen (in Chromsäure?) fixiert und in reichlichem starken Alkohol aufgehoben. Sie erwiesen sich trotz der Länge der Zeit als ganz vorzüglich erhalten und insbesondere war das Integument auch für feinste histologische Untersuchungen brauchbar. Vornehmlich habe ich grössere Exemplare (über 10 cm Länge) zur Untersuchung benutzt. Zum Studium der Verflechtung des Bindegewebes im Korium bediente ich mich solcher Schnitte, die mit dem Rasiermesser freihändig hergestellt wurden, was bei der knorpelartigen Konsistenz der unverknöcherten Stellen des Panzers sehr leicht gelingt. Ungefärbt in Balsam eingebettet und bei geeigneter Abblendung betrachtet, geben sie infolge der hohen Lichtbrechung der kollagenen Fasern sehr übersichtliche Bilder (vgl. Taf. XIII). Da die Schnitte für den genannten Zweck nicht zu dünn sein dürfen, um z. B. die aufsteigenden Fasern durch die ganze Dicke des Integuments hindurch verfolgen zu können, so ist eine Färbung überflüssig, weil die Schnitte nur dunkler werden, ohne für diese Gesichtspunkte Neues erkennen zu lassen. Zur Untersuchung der histologischen Einzelheiten, insbesondere der Verbindung von Epidermis und Kutis, waren dünne Mikrotomschnitte, bis  $8\mu$  herab, notwendig, die sich bei den jüngeren Exemplaren leichter gewinnen liessen als bei den älteren. Sie wurden mit Heidenhains Eisenhämatoxylin in Verbindung mit Eosin oder Pikrinsäure-Säurefuchsin nach van Gieson gefärbt.

### **Die bisherigen Angaben über den Bau der unverknöcherten Haut der Schildkröten.**

Im folgenden Abschnitt sollen die bisher vorliegenden Angaben über das unverknöcherte Integument der Chelonier Platz finden, soweit sie für unseren Zweck von Bedeutung sind.

Dass ein so auffällender Bau, wie ihn die Haut der Trionychiden zeigt, auch früheren Beobachtern nicht entgehen konnte, ist selbstverständlich. Unter der Fülle von Mitteilungen, die H. Rathke (1848) in seinen Untersuchungen über die Entwicklung der Schildkröten bringt, finden sich auch die ersten genaueren Angaben über das Integument dieser Tiere. Rathke unterscheidet an ihnen das Unterhautbindegewebe und die Lederhaut oder das eigentliche Korium, eine Einteilung, deren vergleichend anatomische Richtigkeit später geprüft werden soll (s. S. 208 f.). Während Cuvier und nach ihm andere glaubten, die bei unvollständiger Verknöcherung im Carapax und Plastron vorhandenen Lücken seien von einer knorpeligen

Substanz ausgefüllt, erkannte Rathke, dass es sich hier um ein „Unterhautbindegewebe“ von ganz ungewöhnlicher Dichtigkeit, Festigkeit und Dicke handle. Nicht nur seine faserigen Bestandteile beschreibt er treffend, sondern er erwähnt auch zwischen ihnen eine formlose, durch Essigsäure lösliche Substanz, die nach unseren heutigen Kenntnissen nichts andere darstellt als die mucinhaltige Kittmasse, welche die kollagenen Bündel vereinigt.

Rathke bemerkt, dass das „Unterhautbindegewebe“ schon bei reifen Embryonen eine ziemlich grosse Dicke hat, die im nachembryonalen Leben zunächst noch steigt, am beträchtlichsten bei Seeschildkröten und bei *Trionyx* ist und hier vor der Fertigstellung der Knochenplatten einen ziemlich schwer durchdringbaren Panzer bildet. Durch das Wachstum des Knochenpanzers in Fläche und Dicke wird das Unterhautbindegewebe allmählich verdrängt, aber dort, wo dauernd Lücken im Panzer bleiben, nimmt es an Dicke zu.

Die eigentliche Lederhaut, dünner als das Unterhautbindegewebe, besteht nach Rathke aus schichtenweise — bei *Trionyx ocellatus* zählte der Autor bis acht solcher Schichten — geordneten Bindegewebsbündeln, die aus sehr zarten Fasern zusammengesetzt sind. In jeder Schicht haben sie dieselbe Verlaufsrichtung, kreuzen sich aber bei benachbarten. Rathke, der auch bei anderen niederen Wirbeltieren (Cyklostomen, Haien, Stören, Knochenfischen, Sauriern, Schlangen, Krokodilen) die gekreuzte Anordnung der Faserschichten des Koriurns fand, weist darauf hin, dass sie eine Ausdehnung der Haut nach verschiedenen Richtungen gestattet. Doch ist seine Angabe, dass die Bündel einiger Schichten ziemlich genau nach der Länge des Rumpfes verlaufen, die übrigen aber quer über denselben, für die Trionychiden und wohl die Schildkröten überhaupt, auch nach meinen Erfahrungen für andere Reptilien irrig (s. S. 196). Nicht jede Schicht reicht über den ganzen Rücken oder Bauch, denn bei *Chelone virgata* beobachtete Rathke, dass eine zwischen zwei anderen endigte, während diese sich zu einer einzigen vereinigten. Das kommt nach meinen Beobachtungen auch bei *Emyda* vor. Innerhalb der einzelnen Schichten sollen bei *Trionyx*, *Platemys*, *Terrapene* keine deutlichen Verbindungen benachbarter Bündel statthaben, während sie bei *Chelone* sich häufig unter sehr spitzen Winkeln in zwei Äste spalten die in zunächst benachbarte Bündel derselben Schicht übergehen oder sich auch wieder miteinander vereinen, so dass zwischen ihnen hier und da langgestreckte Maschen vorkommen. Im Gegensatz zu Rathke finde ich aber das letztbeschriebene Verhalten auch bei *Emyda* ganz ausgesprochen.

Die Anwesenheit der die horizontalen Lagen durchbohrenden, aufsteigenden Fasern ist Rathke entgangen, und damit hängt es zusammen, dass er der Koriurnschicht unmittelbar unter der Epidermis eine ganz andere Beschaffenheit als im übrigen zuspricht: „Sie besteht nämlich nicht aus Bündeln von Bindegewebe, sondern aus kurzen einzelnen Fasern, die entweder einfach oder auch gabelförmig gespalten sind und teils sich nur aneinanderlegen, teils auch ineinander übergehen, überhaupt aber ein kleingefenstertes Gewebe zusammensetzen . . .“ (S. 148 a. a. O.)

Bei der Ausdehnung des Knochenpanzers in die Dicke bleibt schliesslich nur die gefensterte Schicht zurück. Bei einem halbwüchsigen *Trionyx*

*ferox* bestand die Lederhaut auf den Knochen des Rücken- und Bauchschildes noch aus einer einfachen Schicht paralleler Faserbündel; bei einem *Trionyx granosus* (= *Emyda granosa*) fehlten die Faserbündel auf den einzelnen kleinen Erhöhungen des Rückenschildes, waren aber zwischen denselben deutlich vorhanden. Bei demselben *Trionyx* fanden sich an unverknöcherten Stellen sechs bis acht Schichten von Faserbündeln; hier erwähnt Rathke (a. a. O. S. 149) auch neben der formlosen durch Essigsäure löslichen Masse sparsame rundliche Körper, „Primitivzellen“, so dass er die drei Bestandteile des kollagenen Bindegewebes, Zellen, Fasern und Kittsubstanz, wohl unterschieden hat.

An Hals, Beinen und Schwanz ist bei jungen Schildkröten die Haut im allgemeinen zwar dünner als am Rumpf; doch weist das Korium hier ebenfalls eine Zusammensetzung aus mehreren kreuzschichtigen Lagen von Faserbündeln auf. Bei *Trionyx ferox* zählte Rathke an Hals und Beinen bis sechs solcher Schichten (S. 149). Wenn der Autor (S. 153) sagt, bei erwachsenen Schildkröten sei die Lederhaut an Hals, Schwanz und Beinen dicker als auf dem Rücken- und Bauchschild, so kann das nur für die verknöcherten Stellen Geltung haben, an denen die oben erwähnte Reduktion eingetreten ist.

Die Angaben Rathkes über die Histologie der Epidermis sind für uns weniger von Bedeutung. Es sei nur erwähnt, dass die Hornzellen ohne wahrnehmbare Verbindungen fest zusammenhängen sollen, dass der Autor (neben braunem und schwarzem) bei *Pentonyx capensis* dunkel olivgrünes Pigment in der Epidermis sah (auch die Guanophoren der Kutis kennt er bei *Emys europaea* als Zellen mit hellem körnigen Pigment).

Leider sind Rathkes Ausführungen über das Integument nicht von Abbildungen begleitet; trotz der eindringlichen Art der Darstellung, die dem glänzenden Beobachter eigentümlich ist, dürften sie daher für manchen Leser, der mit den einschlägigen Verhältnissen wenig vertraut ist, schwer verständlich sein, und der Mangel an Abbildungen scheint mir auch die Ursache dafür, dass diese Mitteilungen Rathkes in der späteren einschlägigen Literatur nicht die rechte Würdigung gefunden haben.

C. K. Hoffmann (1878, S. 153—158; mit geringfügigen Änderungen und unter Beigabe einiger neuer Abbildungen kehren die Angaben 1890, S. 3—8, wieder) untersuchte junge Exemplare von *Chelonia*, *Sphargis coriacea*, *Testudo*, *Emys*, *Trionyx* aufs Integument. Nach seiner Auffassung ist die von Leydig für die Reptilien vorgeschlagene Gliederung der Lederhaut in die „Grundmasse“ aus derben wagerechten Lagen und die jene beiderseits umfassenden locker gewebten „Grenzschichten“ bei Schildkröten schwer zu erkennen, wie überhaupt ein allgemeines Bild vom Bau der Lederhaut nicht leicht zu entwerfen. Am eigentümlichsten findet er den Aufbau an Bauch und Rücken vom jungen *Trionyx*: zunächst unter der Epidermis mehr oder weniger parallel verlaufende wagerechte Bündel, die nach innen zu allmählich dicker werden, dann die von Rathke beschriebenen rechtwinklig gekreuzten 14—18 Schichten derber Bündel, deren jedes aus äusserst feinen Fasern zusammengesetzt ist, die durch eine Kittmasse verbunden sind, darauf



eine lockere gefässreiche Bindegewebslage aus wellenförmig verlaufenden, einander kreuzenden Fasern (Rathkes Unterhautbindegewebe) und schliesslich eine Schicht mehr oder minder parallel ziehender Fasern. Von der lockeren Schicht setzen sich einige Fasern als senkrechte Züge in die oberhalb und unterhalb gelegenen Schichten fort und verbinden so die verschiedenen miteinander. Die Lederhaut stimmt also fast vollständig mit derjenigen der Selachier gemäss den Untersuchungen O. Hertwigs (1874) überein. Am Hals ist bei *Trionyx* das Korium sehr dünn und zeigt unmittelbar unter der Epidermis eine Schicht lockeren Bindegewebes, dann dickere Bündel, die sich nach verschiedenen Richtungen kreuzen und endlich wiederum eine lockere Lage; das Unterhautbindegewebe erwies sich reich an elastischen Fasern.

Bei *Sphargis* fand Hoffmann die Fasern des Koriums der Schale nach allen Richtungen verwoben und nur unmittelbar unter der Epidermis und zu innerst mehr oder weniger parallel verlaufend, im Flossensaum dagegen eine mehr an *Trionyx* erinnernde, wenn auch nicht so regelmässige Anordnung der Fasern. Am Hals kreuzten sich die Bündel untereinander in sehr spitzen Winkeln, deren Lücken von anderen dazu senkrecht stehenden durchsetzt werden. Ähnlich wie *Sphargis* verhält sich *Chelonia*.

Die Malpighische Schicht der Epidermis besteht nach Hoffmann aus einer Lage zylindrischer Zellen mit fein granuliertem Plasma (Rückenhaut junger *Trionychiden* 1890, S. 3) oder es folgen bis auf die Hornschicht noch mehrere Reihen allmählich sich abflachender Zellen. Die Hornschicht zeigt auf dem Querschnitt eine feine regelmässige Streifung, ihre Zellen in Flächenansicht eine feine Granulierung, die der Autor als sehr zarte, spitz zulaufende Stachelchen deuten möchte. Doch stellt Hoffmann bei Lippen-, Lurch-, Süsswasser- und Landschildkröten das Vorkommen von „Riff- und Stachelzellen“ in Abrede; dagegen sah er bei Seeschildkröten in den mittleren Lagen der Epidermis die Konturen der Zellen durch äusserst kleine, stark lichtbrechende Kügelchen begrenzt.

E. Ficalbi (1889), der das Integument von *Testudo graeca* und *Emys lutaria* (= *Cistudo europaea*) einer eingehenden Prüfung unterzogen hat, glaubt für diese Formen die Leydigsche Einteilung der Lederhaut (s. o.) in gleicher Weise wie bei den anderen Reptilien durchführen zu können. Besonderen Wert für uns besitzen Ficalbis Angaben über die Verbindung von Epidermis und Kutis. Die basalen Zylinderzellen der Epidermis erscheinen an ihrer Basis (vor allem dort, wo die Haut verknöchert ist) stark gezähnt und pflanzen sich mit bald längeren, bald kürzeren Fortsätzen der Haut ein; die Zähne können aber auch fehlen. Eine hyaline Basalmembran der Epidermis existiert nicht, vielmehr bleibt ihre Struktur immer faserig und geht kontinuierlich in das darunter gelegene Bindegewebe über. Sind die Zähnen sehr lang, so bilden sie eine wenig gefärbte Zone, welche der Gesamtheit der Zähne und der spärlichen dazwischen gelegenen Bindesubstanz entspricht und eine Basalmembran vortäuscht; bald aber ruhen die Zähne unmittelbar auf der lockeren Bindegewebschicht, bald findet sich zwischen den Zähnen und der eben ge-



nannten lockeren Lage eine spongiöse Bindesubstanz, die sich wenig färbt und in der die Zähne ihren Ursprung nehmen. Die letzte Art der Verbindung sieht Ficalbi als die typische an; sie sei besonders deutlich an den pigmentierten Stellen der Haut, wo sie als ein «straterello connettivo sottoepidermico» Chromatophorenlage und Epidermis trennt.

Wenn auch nicht überall und oft schwierig, so kann Ficalbi doch stellenweise die „Zähnchen“ (Zellbrücken) der Zellen im Stratum Malpighii erkennen. Die Hornschicht erscheint oft aus zwei bis drei übereinander gelegenen Lagen zusammengesetzt, die (auch durch die Pigmentverteilung gesondert) den sonst bei der Häutung abgeworfenen Abschnitten entsprechen. Somit stellt das Schildpatt nicht eine einzige, stark entwickelte Hornschicht, sondern eine Vereinigung vieler Hornschichten dar, die hier nicht, wie an anderen Stellen des Körpers, abgeworfen werden. An der mächtigen Hornlage über den verknöcherten Hautpartien (bei *Testudo graeca*) sieht man über der Malpighischen Schicht eine mehr oder minder körnige Zone, entsprechend dem von L w off beschriebenen Stratum granulosum in der Haut der Krokodile. Eine strukturlose äussere Abgrenzung der Epidermis fehlt.

Schliesslich entnehme ich noch Goette (1899) einige Angaben über die Entwicklung der Haut. Bei 1 cm langen Embryonen von *Chelone imbricata* ist der Panzer in seiner ganzen Dicke unter der Epidermis von einem sehr lockeren, nicht geschichteten oder verfilzten, sondern bloss netzartigen Bindegewebe ausgefüllt, das zwischen den Rippen bis zum Bauchfell vordringt. Unmittelbar unter der Epidermis wird das Bindegewebe dichter und dunkler; an der Bauchwand sind in dieser Zone bereits die Anlagen der Plastronstücke sichtbar und demnach bezeichnet Goette diese Schicht als Kutis, das darunter gelegene lockere Gewebe als subkutanes Bindegewebe. Im Laufe der Entwicklung fällt nach Goette das subkutane Bindegewebe ganz ausserordentlich zusammen; es wird aber wahrscheinlich nicht einfach unterdrückt, sondern in die vordringende Kutis aufgenommen; es erfolgt also eine Verdickung der Kutis auf Kosten des unterliegenden Gewebes.

## I. Der Bau der Lederhaut.

### 1. Die histologischen Elemente der Lederhaut.

Die Lederhaut des Panzers von *Emyda granosa* gliedert sich in zwei Lagen, die ich von aussen nach innen fortschreitend als Bündel- und Filzschicht bezeichnen werde; der Betrachtung ihrer Architektur seien ein paar Worte über ihren wesentlichen Bestandteil, das kollagene Bindegewebe, vorausgeschickt.

Seine typischen Elementarbestandteile, die Zellen, die leimgebenden Fasern und die jene verbindende Grund- oder Kittmasse treten besonders in der locker gebauten Filzschicht übersichtlich hervor (Fig. 33, Taf. XIV).

Die Zellen (Fibroblasten) sind plasmaarm, von wechselnder Form, den gegebenen Raumverhältnissen angepasst, bald mehr, bald weniger verästelt; ihr Kern ist kugelig oder ellipsoidal, zwischen den Lagen der Bündelschicht abgeplattet, oft stäbchenförmig, wobei die Längsachse mit der Verlaufsrichtung der kollagenen Fasern zusammenfällt. In der Nähe des Kernes findet sich ein aus zwei kleinen, dicht beieinander gelegenen Körnchen bestehendes Zentriol (Diplosom, Fig. 34, Taf. XIV, Fibroblast aus dem lockeren Bindegewebe der Lippen).

Die leimgebenden Bündel wechseln ihre Dicke beträchtlich, je nach der Schicht, welcher sie angehören. Die „Elementarfibrillen“, welche sie aufbauen, sind aber stets sehr fein und bieten sich daher selbst unter hohen Vergrößerungen in Längsansicht als zarte Streifung, quer getroffen als entsprechende Punktierung dar. Sehr dicken Faserbündeln liegen die Zellen nicht nur auf, sondern dringen auch in ihr Inneres ein, so dass eine Gliederung in Teilbündel erfolgt.

Den zwischen Zellen und Fasern verbleibenden Raum erfüllt die Grundsubstanz (Kittmasse); nach Hoffmann (s. o.) soll sie auch die Elementarfibrillen in den einzelnen Bündeln miteinander verkleben; doch konnte ich sie hier nicht sicher wahrnehmen. In den locker gebauten Teilen der Haut, vor allem in der Filzschicht, kann die interfibrilläre Substanz an Masse, Zellen und Fasern bei weitem übertreffen (Fig. 33, Taf. XIV) und tritt bei Tinktion mit Delafields Hamatoxylin nebst Eosin durch ihren kräftig blauen Ton zu den rot gefärbten leimgebenden Fasern in auffallenden Gegensatz. Bekanntlich beruht diese Eigentümlichkeit der Kittmasse auf ihrem Gehalt an Mucin (vgl. auch oben bei Rathke). Verhältnismässig reichlich erscheint die Grundmasse auch in den unmittelbar an die Epidermis anschliessenden Teilen der Lederhaut, dagegen auf ein Mindestmass beschränkt, wo die kollagenen Bündel fest aufeinander gepresst sind.

Der Nachweis elastischer Fasern glückte weder mit Resorzin-fuchsin noch mit Orcein; sie scheinen somit im Bereich der unverknöcherten Schale zu fehlen, was nicht verwunderlich wäre, weil sie sich dort zu finden pflegen, wo Gewebmassen grösseren Deformationen ausgesetzt sind, was für den Panzer nicht zutrifft.

Ausser den eigentlichen Elementen des kollagenen Bindegewebes besitzt die Lederhaut noch verschiedene Einlagerungen, die für die mechanischen Leistungen des Panzers von untergeordneter Bedeutung sind: Melanophoren, Guanophoren, noch einige andere, an Wanderzellen erinnernde Zellen, ferner Nerven und Blutgefässe. Die schwarzen Pigmentzellen kommen nur der Rückenhaut zu (Fig. 1, Taf. XIII), in der sie nahe der Epidermis eine ziemlich lockere Schicht liefern, aber auch spärlicher und in charakteristischer Verzweigung in den übrigen Lagen der Lederhaut auftauchen. Unmittelbar unter der Epidermis und zwar in der Haut des Rückenschildes über den Melanophoren — also in der bei den Reptilien allgemein üblichen Anordnung — finden sich die guaninführenden Zellen, deren starke Entwicklung auf der Bauchseite wesentlich zu ihrer weisslichen Färbung beiträgt (über die feinere Beschaffenheit der Guanophoren vgl. W. J. Schmidt 1917, S. 203, s. auch oben bei Rathke und Ficalbi). Blutgefässe (V) und Nerven (N) bilden in der Filzschicht (Fig. 9, Taf. XIII) — im Rückenschild oft von Melanophoren umschichtet (diese Zellen halten die Richtungen geringsten Widerstandes im Gewebe ein, v. Prowazek) — weitmaschige Netze, die an einzelnen Stellen durch die Bündelschicht hindurch Zweige entsenden, die sich unter der Oberhaut in ähnlicher Form plexusartig ausbreiten.

## 2. Die Architektur der Lederhaut.

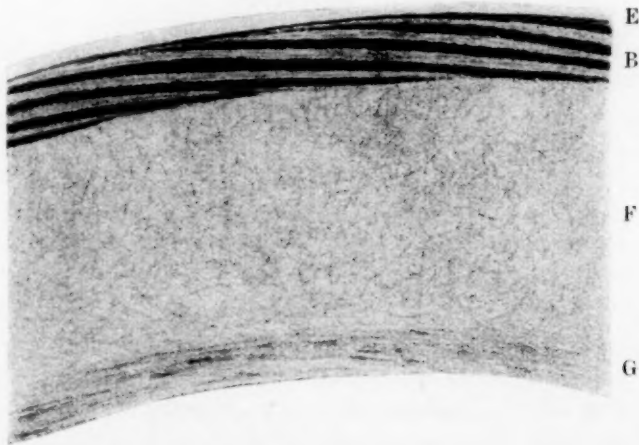
An einem senkrechten Durchschnitt aus dem unverknöcherten Randgebiet von Rücken- oder Bauchschale (Textfig. A, S. 197) einer erwachsenen *Emyda* lassen sich schon mit unbewaffnetem Auge Rathkes (s. o.) eigentliches Korium und Unterhautbindegewebe unterscheiden. Jenes unmittelbar auf die dünne Epidermis folgend, auf der Schnittfläche von sehnigem Glanz, ist unsere Bündelschicht die daran anschliessende Lage unserer Filzschicht; die letztere erfährt an ihrer Unterfläche eine Verdichtung zu einer Grenzschrift. Die Dicke der Bündelschicht beträgt bei einem Exemplar von 13,5 cm Länge 0,64 mm, die der Filzschicht 2,4 mm (auf die Grenzschrift entfallen hiervon 0,3 mm), alles gemessen an der Haut des Bauchschildes; rechnet man noch die Dicke der Epidermis mit rund 0,1 mm hinzu, so ergibt sich für die Gesamtdicke der Haut etwas über 3 mm.

## a) Bündelschicht.

Betrachtet man die Bündelschicht am Durchschnitt der Haut unter schwächerer Vergrößerung oder mit unbewaffnetem Auge, so erscheint sie verschieden, je nach dem Verlauf des Schnittes mit Rücksicht auf die Symmetrieverhältnisse der Schale. Geht er nämlich von rechts nach links oder von vorn nach hinten, also senkrecht zur Hauptsymmetrieebene oder parallel zu ihr, so gewahrt man in der Bündelschicht eine Anzahl von Lagen annähernd parallel zur Oberfläche der Haut, aber nur mässig deutlich voneinander geschieden. Verläuft der Schnitt dagegen von rechts hinten nach links vorn, oder links hinten nach rechts vorn, somit unter einem Winkel von annähernd  $45^\circ$  zur Hauptsymmetrieebene, so wechselt das Aussehen der aufeinander folgenden Lagen aufs schärfste. Schnittbilder der letzten Art, diagonale Querschnitte mögen sie kurz (im Gegensatz zu den erst genannten orthogonalen) heissen, sollen den Ausgangspunkt der Untersuchung bilden.

Die einzelnen Lagen der Bündelschicht bestehen aus sehr kräftigen kollagenen Bündeln, die innerhalb der gleichen Lage parallel geordnet, von Lage zu Lage aber um  $90^\circ$  gegeneinander gekreuzt sind. Da nun im diagonalen Querschnitt (Fig. 1 und 2, Taf. XIII), der eine Teil der Bündel (L) mit seiner Längsfaserung in die Schnittebene hineinfallt, der andere (Q) aber senkrecht getroffen wird, so muss die Verlaufsrichtung der Bündel mit den beiden diagonalen Richtungen der Schale übereinfließen. Die längs geschnittenen Bündel (L) zeigen eine leicht wellige Streifung und zarte Faserung, die auf ihre Zusammensetzung aus Teilbündelchen und Elementarfibrillen beruht, ausserdem eine undeutliche vertikale Streifung, deren Wesen später erörtert wird. Die Mehrzahl der Bündel besitzt einen bandartig abgeplatteten Querschnitt (Q), und zwar stehen die einzelnen Bündel einer Lage auf der Kante und sind, nur durch schmale Räume voneinander getrennt, dicht aneinander gereiht. Würde man die Schnitttrichtung um  $90^\circ$  gegen die den Abbildungen zugrunde gelegte ändern, so vertauschen die Schichten ihr Aussehen, indem die vorher längs getroffenen nunmehr zu quer geschnittenen werden und umgekehrt; das Gesamtbild erfährt dadurch natürlich keine wesentliche Umgestaltung.

Die verschiedenen Lagen der Bündelschicht sind an einer gegebenen Stelle des Querschnittes nicht von gleicher Dicke, sondern nehmen sowohl nach oben, zur Epidermis, als auch nach unten, zur Filzschicht hin, an Stärke ab. (Fig. 1 und 2, Taf. XIII.) Und wenn man die gleiche Lage über eine gewisse Strecke hin verfolgt, so ergibt sich, dass ihr Verlauf keineswegs der Hautoberfläche parallel geht, sondern dass sie unter sehr spitzem Winkel gegen die Epidermis emporsteigt. (Textfig. A.) So wird eine Schicht, die an einer Stelle die unterste ist, an einer anderen schliesslich zur obersten, und mit dieser Änderung des Niveaus wechselt auch die Dicke der betreffenden Lage: sie beginnt sehr dünn an der Filzschicht, nimmt gegen die Oberhaut ansteigend allmählich an Stärke zu, erreicht etwa in der Mitte der Bündelschicht ihr Maximum, etwa 100  $\mu$ , um weiterhin gegen die Epidermis sich wieder zu verjüngen und schliesslich ganz fein auszulaufen. Um dieses Verhalten klar zu erkennen, ist es nötig (unter schwachen Objektiven, etwa unter einem Binokularmikroskop), einen etwas grösseren Abschnitt der Haut zu überschauen (Textfig. A), obwohl auch



Textfigur A.

Diagonaler Querschnitt durch die unverknöcherte Haut der Bauchschild einer 13,5 cm langen *Emyda*.

E Epidermis, B Bündelschicht, F Filzschicht, G Grenzschicht. Vergr. 16:1.

Man beachte den Verlauf der einzelnen Lagen der Bündelschicht.



bei aufmerksamer Betrachtung z. B. der Fig. 2 (Taf. XIII) leicht ersichtlich ist, dass alle Schichten der Bündellage von links nach rechts gegen die Oberhaut emporsteigen und dass die unterste längsgetroffene Lage nach links, die oberste (unmittelbar unter der Guaninschicht) nach rechts verjüngt ausläuft.

Die Lagen der Bündelschicht reichen bis unmittelbar an das Epithel heran; es besteht somit zwischen Epidermis und Bündelschicht keine besondere Lage des Koriums, wie Rathke und Hoffmann wollten. Nur insoweit erfährt das Verhalten der Bündel eine Änderung gegenüber der Mitte, als unmittelbar unter dem Epithel die Bündel innerhalb derselben Lage und auch die benachbarten Schichten durch reichliche Kittmasse voneinander getrennt sind, und die Querschnitte der kollagenen Bündel daher mehr rundliche Gestalt annehmen (Fig. 3, Taf. XIII), worauf später noch genauer eingegangen werden soll. Im untersten Niveau der Bündelschicht (vgl. Fig. 1, Taf. XIII) werden die einzelnen Bündel einer Lage durch die hier noch dicken senkrecht aufsteigenden Fasern voneinander abgedrängt (s. u.).

Ist man über die Lage eines Hautstückchens zur Schale im ganzen unterrichtet, so ergeben Flachschnitte durch die Bündelschicht zunächst eine unmittelbare Bestätigung der am diagonalen Querschnitt gewonnenen Anschauung, dass die Faserichtung der einzelnen Lagen  $\pm 45^\circ$  zur Hauptsymmetrieebene orientiert ist; ferner zeigen sie ohne weiteres, dass die Lagen sich abwechselnd rechtwinklig kreuzen (vgl. Fig. 7, Taf. XIII). Fassen wir zunächst einen Flachschnitt durch das mittlere Niveau der Bündellage genauer ins Auge, der so geführt ist, dass er gerade eine Lage der Bündel enthält, wie es bei deren erheblicher Stärke und einem einigermassen dünnen Schnitte oft vorkommt (Fig. 8, Taf. XIII). Da gewahrt man, dass die leicht gewellten Bündel, die nunmehr ihre Kantenansicht darbieten, sich unter sehr spitzen Winkeln vielfältig gabeln und dann mit den benachbarten Bündeln wieder verschmelzen. Infolge dieser zahlreichen Anastomosen benachbarter Bündel lässt sich jede Lage als ein Bindegewebsplatte mit parallelem Faserverlauf auffassen, die von sehr vielen in Richtung der Fibrillierung ziehenden Schlitzten durchsetzt wird. Gemäss der kreuzschichtigen Faserung benachbarter Lagen wechselt in ihnen die Schlitzrichtung immer um  $90^\circ$ .



Ein Flachschnitt durch den Teil der Bündelschicht nahe der Epidermis (Fig. 7, Taf. XIII) enthält bei der geringen Dicke der einzelnen Lage gewöhnlich mehrere derselben übereinander, so in unserer Abbildung zwei, deren Faserung rechtwinklig gegeneinander gekreuzt ist. Auch hier finden in jeder Lage zahlreiche Gabelungen und Verschmelzungen benachbarter Bündel statt. Doch nehmen bei der Schmächtigkeit und dem grossen Abstand der Bündel die Spalten mehr Raum ein als diese selbst, und daher tritt der Charakter einer jeden Lage als einer von Schlitzen durchbrochenen Bindegewebsplatte nicht so hervor.

Die geschilderten kreuzschichtigen Lagen werden von schwächteren Bündelchen kollagener Fasern, den auch sonst in der Reptilienhaut bekannten „senkrecht aufsteigenden Fasern“ durchbrochen, die ihren Weg durch die genannten Schlitze nehmen. Bei schwächerer Vergrösserung erscheinen sie nur als die schon erwähnte, zarte senkrechte Schraffierung längsgetroffenen Lagen (vgl. Fig. 1 und 2, Taf. XIII), bei stärkerer erweisen sie sich als ein sehr verwickeltes Flechtwerk, das die kreuzschichtigen Lagen aufs innigste miteinander verbindet. Die senkrecht aufsteigenden Fasern sind (abgesehen von der Nähe der Epidermis, s. u.) parallel den Schlitzen in den gekreuzten Lagen abgeplattet (S, Fig. 8, Taf. XIII), und wie deren Richtung von Lage zu Lage wechselt, so ändert sich auch ständig die Ebene der Abflachung der aufsteigenden Fasern. An der Grenze zweier Lagen der Bündelschicht gehen die benachbarten, senkrecht zueinander abgeflachten Anteile einer aufsteigenden Faser durch eine Zone von kreisförmigem Querschnitt ineinander über. Von diesem eigenartigen Wechsel des Querschnittes der aufsteigenden Fasern kann man sich an genügend dicken Flachschnitten durch sukzessives Einstellen mit der Mikrometerschraube leicht überzeugen. Infolge dieses Verhaltens der aufsteigenden Fasern (S) werden sie am diagonalen Querschnitt im Niveau der längsgetroffenen Bündel (L) von der Abflachungsebene her, in dem der quer durchschnittenen (Q) in Kantenansicht zu sehen sein (Fig. 4, Taf. XIII).

Die diagonalen Querschnitte lehren aber des weiteren, dass beim jedesmaligen Eintritt in eine neue Lage der Bündelschicht

eine Umbündelung der aufsteigenden Fasern statthat. Wie Fig. 5 (Taf. XIII) erkennen lässt, bilden sich die aufsteigenden Fasern an der Grenze von Filz- und Bündelschicht durch Zusammentreten mehrerer schwächerer kollagener Elemente und drängen zunächst durch ihren beträchtlichen Umfang die Bündel der „horizontalen“ Lagen auseinander, wie an den quergetroffenen ohne weiteres festgestellt werden kann. Nach der Epidermis zu werden sie allmählich so schwächig, dass unter schwächeren Objektiven die einzelnen quer geschnittenen Bündel sich unmittelbar zu berühren scheinen. Bei hinreichender Vergrößerung (Fig. 4, Taf. XIII) sieht man nun, dass jede Faser (S) beim Übergang aus einer quergetroffenen Bündellage (Q) in die darüber oder darunter gelegene längsgeschnittene (L) sich in zwei (oder mehr) Äste aufspaltet, die mit denen benachbarter Fasern sich vereinigen und in dieser neuen Anordnung der nächsten Schicht zustreben; hier wiederholt sich der gleiche Vorgang usw. Durch diese Umbündelung erscheint im Niveau der längsgetroffenen Schichten eine zickzackartige Anordnung der aufsteigenden Fasern. Sie ist natürlich in gleicher Weise in der Höhe der quergetroffenen Bündel vorhanden und würde hier auf einem zur gewählten Schnittrichtung senkrechten Durchschnitt zu beobachten sein. Jetzt wird man auch verstehen, dass die bei Flächenbildern sichtbaren Querschnittsgruppen der aufsteigenden Fasern (S) dem Durchschnitt jener zickzackförmigen Anordnung entsprechen (Fig. 8, Taf. XIII).

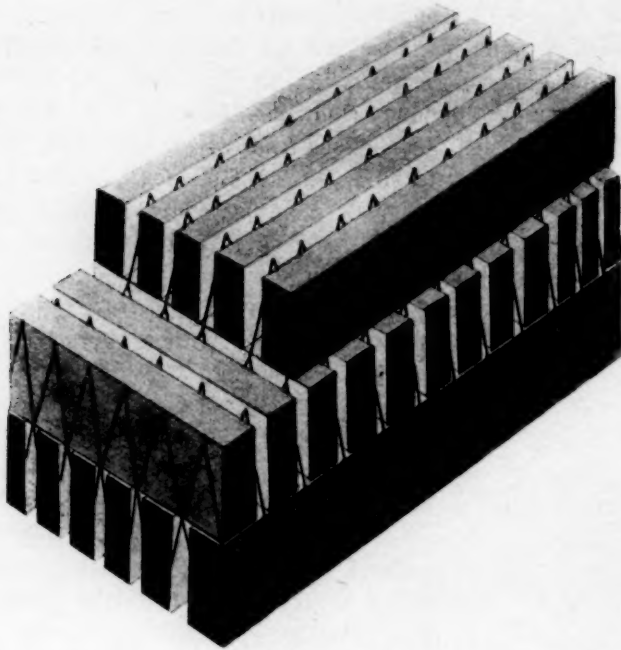
Gewisse Abweichungen von dem vorstehend geschilderten Bau der Bündellage treten nahe der Epidermis auf (Fig. 3, Taf. XIII). Es wurde schon erwähnt, dass hier weder die verschiedenen Bündellagen (Q, L), noch die Bündel der einzelnen dicht aneinander schliessen, sondern eine allgemeine Auflockerung dieser Schicht stattfindet. Damit fällt, wie für die übrigen kollagenen Bündel, so auch für die senkrecht aufsteigenden Fasern die Ursache der Abplattung fort. Und so begegnen wir dann im Flächenbild (Fig. 7, Taf. XIII) dieses Niveaus ihren mehr oder minder kreisförmigen Querschnitten. Aber auch die Umbündelung erfolgt hier (vgl. Fig. 3, Taf. XIII) nur spärlich und unregelmässig, und somit verschwindet die Zickzackanordnung der Fasern in der Höhe der längsgetroffenen Lagen. Die senkrecht aufsteigenden Fasern verlaufen in ihrem Endabschnitt leicht geschlängelt zwischen

den gelockerten horizontalen Bündeln hindurch, gelegentlich sich zu zweien vereinigend, hier und da sich spaltend. Schliesslich setzen sie kegelförmig erweitert an die Epidermis an; die Einzelheiten dieser Verbindung sind im Abschnitt III dargestellt.

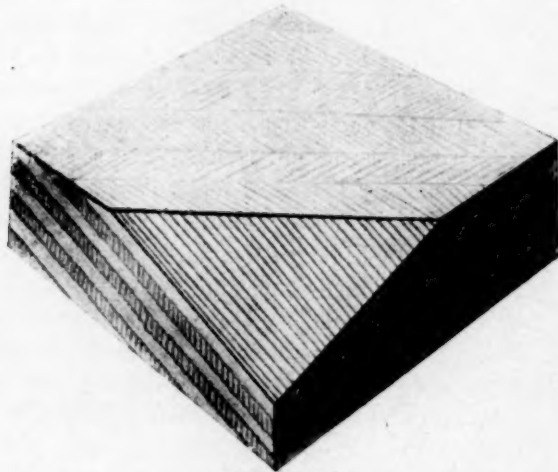
Hat man sich an diagonalen Querschnitten und Flächenbildern über den verwickelten Bau der Bündelschicht unterrichtet, so kann man auch aus der Betrachtung orthogonaler Querschnitte Nutzen ziehen. In solchen (Fig. 10, Taf. XIII) müssen die Bündel sämtlicher Lagen schräg getroffen sein. Das äussert sich an etwas dickeren Schnitten beim Gebrauch der Mikrometerschraube als ein scheinbares einander entlang Verschieben benachbarter Bündellagen nach entgegengesetzten Richtungen; es beruht auf der von Schicht zu Schicht wechselnden Neigung der Faserrichtung zur Mikroskopachse, die beim Ändern der Sehebene als ein Verschieben des optischen Faserquerschnittes zum Ausdruck kommt. Beim orthogonalen Querschnitt gelangen weder Kanten- noch Flächenansichten der aufsteigenden Fasern zur Anschauung; vielmehr werden nur Schrägschnitte der zickzackartigen Faseranordnung sichtbar (S, Fig. 10, Taf. XIII).

Zum Schlusse dieses Abschnittes dürfte es sich empfehlen, noch einmal den gesamten Aufbau der Bündellage an einigen Schemata zu erläutern.

Unter der vereinfachenden Annahme, dass die Bündel der verschiedenen Lagen von gleichem Querschnitt und Abstand sind, sich innerhalb derselben Schicht nicht gabeln und verschmelzen, ferner bei einfachster Gestaltung der Umbündelung der aufsteigenden Fasern und ohne Rücksicht auf ihren Wechsel des Querschnittes lässt sich leicht ein räumliches Schema der Bündellage geben. In Textfig. B erkennt man ohne weiteres die kreuzschichtige Anordnung aufeinander folgender Lagen und kann vor allem rechts die Eigentümlichkeiten des diagonalen Querschnittes (abwechselnd längs- und quergetroffene Bündel, Zickzackanordnung der aufsteigenden Fasern in der Höhe der ersten) feststellen. Besonders klar wird bei genauer Betrachtung des Schemas der Zusammenhang der rechtwinklig gekreuzten zickzackförmigen Anteile der aufsteigenden Fasern in benachbarten Bündellagen, und man versteht, wie durch diese Anordnung die aufeinanderfolgenden Lagen aufs innigste miteinander verknüpft werden.



Textfigur B.  
Vereinfachtes, räumliches Schema der Bündelschicht.



Textfigur C.  
Schema zur Neigung der Bündellagen gegen die Oberfläche der Haut.

Im Schema B wurde die Neigung der Bündellagen gegen die Oberfläche der Haut ausser acht gelassen. Textfigur C nimmt darauf Rücksicht; indessen habe ich die Neigung der Schichten stärker genommen als in Wirklichkeit. Auch hier werden die Seiten des quadratischen Stückchens der Bündelschicht von diagonalen Querschnitten begrenzt, die ausser dem Wechsel von quer- und längsgetroffenen Lagen ihr Ansteigen erkennen lassen. An der vorderen oberen Ecke des Stückchens ist eine Partie unter dem Neigungswinkel der Schichtung abgetragen, so dass eine Bündellage freigelegt wird. Auf der oberen Seite sieht man die Bündellagen austreichen, wobei infolge ihres wechselnden Faserverlaufes eine moiréartige Zeichnung entsteht, wie sie in der Tat bei Horizontalschnitten durch die Bündellage ähnlich zu beobachten ist.

#### b) Filzschicht

Nach innen auf die Bündelschicht folgt die Filzschicht (F, Textfig. A, S. 197), die jene an Mächtigkeit bedeutend übertrifft; misst sie doch bei einem 13,5 cm langen Exemplar 2,4 mm in der Dicke. Sie besteht aus dicht und anscheinend regellos verwobenen kollagenen Bündeln (F, Fig. 1 und 2, Taf. XIII), die wesentlich schwächer sind als jene der Bündellage. Doch lehrt eine aufmerksame Betrachtung, dass eine, wenn auch geringfügige, Bevorzugung gewisser Richtungen für den Verlauf der Bindegewebsfasern besteht, die mit den Beziehungen der Filzschicht zur Bündellage zusammenhängt.

Die Bindegewebsbündel der Filzschicht stellen nämlich einmal die Fortsetzung der aufsteigenden Fasern der Bündelschicht dar. Denn an der Grenze der beiden Hautschichten strahlen die aufsteigenden Bündel kegel- oder pinselförmig auseinander und lassen sich in dieser Form eine ziemliche Strecke weit in die Filzschicht hinein verfolgen (Fig. 1 und 5, Taf. XIII). Andererseits gehen aber auch die horizontalen Lagen der Bündelschicht kontinuierlich in die Filzschicht über. Im vorigen Abschnitt zeigten wir, dass jede derartige Lage gegen die Filzschicht (wie gegen die Epidermis hin) sich verjüngend ausläuft. Betrachtet man das Grenzgebiet von Bündellage und Filzschicht im Flachschnitt der Haut (Fig. 9, Taf. XIII), so stellt man fest, dass die einzelnen Fasern einer austreichenden Lage

sich lockern, auseinander weichen, den geordneten Verlauf aufgeben und so allmählich in der Filzschicht sich verlieren.

Somit finden sowohl die horizontalen Lagen, als auch die aufsteigenden Fasern der Bündellage ihre unmittelbare Fortsetzung in der Filzschicht.

Nach innen zu wird die Filzschicht durch eine fester gefügte Lage von regelmässigerem Faserverlauf abgeschlossen, die sich aber keineswegs gegen die Filzschicht so scharf und bestimmt absetzt wie diese gegen die Bündellage, sondern mehr allmählich aus ihr hervorgeht und als eine periphere verdichtete Zone derselben gelten kann. Hier, in der „Grenzschicht“, treten die Bindegewebsfasern wieder zu dickeren Bündeln zusammen und diese lassen auch eine, wenngleich etwas unregelmässige, Schichtung erkennen, indem sie auf dem diagonalen Querschnitt überwiegend längs- und quergetroffen erscheinen (Fig. 6, Taf. XIII). Es findet also auch hier eine kreuzweise Anordnung benachbarter Bündel statt, wobei die Hauptverlaufsrichtungen der Fasern mit jener der Bündelschicht übereinstimmen. Die Dicke der Grenzschicht schwankt zwischen 0,2 und 0,3 mm.

c) Verhalten der verschiedenen Schichten mit  
Rücksicht auf die Schale als Ganzes.

Im Abschnitt über die Bündelschicht (S. 197) wurde auseinandergesetzt, dass ihre einzelnen Lagen keineswegs der Hautoberfläche parallel verlaufen, sondern unter einer gewissen Neigung gegen sie emporsteigen. Die Orientierung dieser Schrägstellung der einzelnen Lamellen ist in bezug auf die ganze Schale gesetzmässig geregelt, indem die einzelnen Lagen sich so überdecken, dass ihre gegen die Epidermis ansteigenden Abschnitte dem freien Rand der (Bauch- und Rücken-) Schale zugekehrt sind. Ausführlicher gesagt: der Ausgangspunkt jeder Lamelle an der Grenze von Bündel- und Filzschicht liegt der Mitte der Schale näher als ihr der Epidermis zugewandter Endabschnitt; oder, die einzelnen Lamellen decken sich so wie die Schiefertafeln auf einem Dache, d. h. die in bezug auf die Wölbung der Schale höher gelegenen Lamellen überlagern mit ihrem distalen Teil den proximalen der tiefer befindlichen. In Textfigur D ist diese Anordnung der einzelnen Lagen der Bündelschicht auf einem



diagonalen Schnitt durch die Schale einer 10 cm grossen *Emyda* schematisch eingetragen. Der Schnitt geht von vorne rechts (VR) nach hinten links (HL); die knöchernen Bestandteile der Rückenschale sind im ganzen schwarz angelegt, auch die in der Bauchschale getroffenen Ausläufer einiger Plastralknochen ebenso angedeutet. Die Schrägstellung der einzelnen Lamellen der Bündelschicht, wie sie aus der Abbildung ersichtlich ist und soeben beschrieben wurde, setzt voraus, dass im mittleren Teil sowohl der Rücken- wie der Bauchschale eine Umkehr dieser Schichtung eintritt; sie lässt sich in der Tat im zentralen Gebiet des Bauchschildes unmittelbar beobachten (vgl. Textfigur D) während in der Rückenschale der Umkehrpunkt in den bereits verknöcherten Teil entfällt.



Textfigur D.

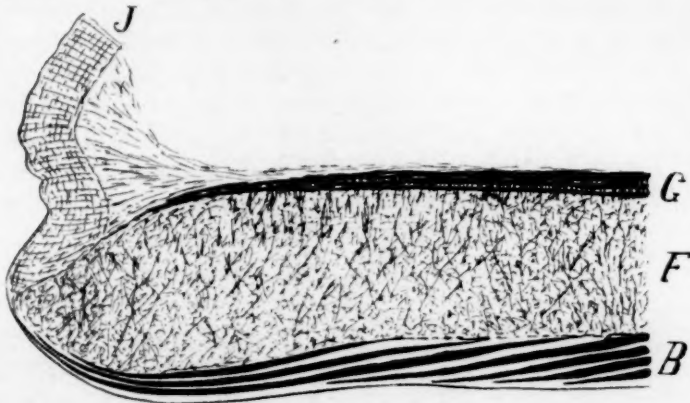
Diagonaler Schnitt durch die Schale einer 10 cm langen *Emyda* (VR = vorne rechts, HL = hinten links) zur Demonstration der schrägen Orientierung der einzelnen Lagen der Bündelschicht in bezug auf die ganze Schale.

Das Verhalten der einzelnen Schichten am freien Rand der Schale ist überall im wesentlichen gleichartig. Textfigur E stellt den freien Rand des Bauchschildes einer 13,5 cm grossen *Emyda* auf dem diagonalen Durchschnitt dar. Das abgebildete Stück ist vorn rechts dem Rande des Bauchschildes entnommen und entspricht daher der Lage nach dem äussersten linken Teil der Bauchschale in Textfig. D. Die Bündelschicht (B) nimmt nach dem Schalenrand hin langsam an Stärke ab und läuft schliesslich, nur noch aus wenigen Lagen bestehend, ganz

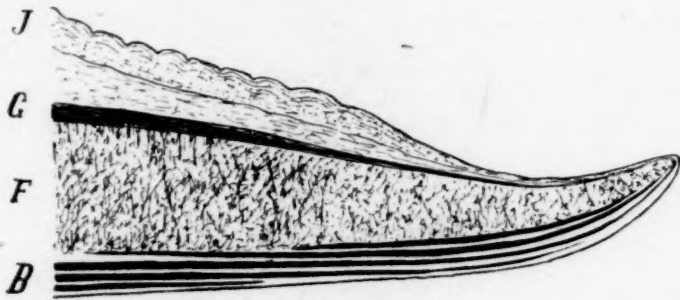
dünn aus. Die Verjüngung der Schicht erfolgt in der Weise, dass die letzten an der Grenze von Filz- und Bündelschicht beginnenden Lamellen nicht mehr bis in die Gegend der Epidermis vordringen, sondern hinter den nächst vorausgehenden zurückbleiben. Auch die Filzschicht (F) nimmt nach dem Schalenrand hin etwas an Umfang ab und dringt infolge der Verdünnung der Bündelschicht nahe bis zur Oberhaut vor; ihr Unterrand wird von der allmählich sich verjüngenden Grenzschiicht (G) begleitet. Der auslaufenden Bündelschicht gegenüber beginnt das gewöhnliche Integument des Körpers (I); einen direkten Übergang der beiden Schichten habe ich nicht feststellen können. Zwischen das gewöhnliche Integument (I) und die Grenzschiicht (G) schiebt sich ein sehr lockeres Bindegewebe ein. Ähnlich liegen die Verhältnisse am freien Hinterrand des Bauchschildes und am Rande der Rückenschale. Der Endabschnitt des erstgenannten ist in Textfig. F (entsprechend dem rechten Ende vom Bauchschild in Textfig. D) wiedergegeben. Die Verdünnung der Bündelschicht (B) vollzieht sich in der eben geschilderten Weise; auch die Filzschicht (F) verjüngt sich mitsamt der begleitenden Grenzschiicht (G) allmählich zum freien Rande hin. Über die Beziehungen des gewöhnlichen Integuments (I) zur Panzerhaut gilt das vorhin Gesagte. Grenzschiicht (G) und Körperhaut (K) sind, solange sie beieinander verlaufen, durch eine lockere Bindegewebsmasse verknüpft.

Wo an den Seiten des Körpers Rücken- und Bauchschild in unmittelbarem Zusammenhang stehen (Textfig. G), verhält sich die Bündelschicht (B) wie sonst am freien Rand der Schale, d. h. sie verjüngt sich sowohl am Rücken- (D) wie auch am Bauchschild (V) gegen das Übergangsgebiet hin ganz in der beschriebenen Weise, so dass ein kontinuierlicher Übergang der Bündellage von der Rückenschale zur Bauchschale kaum besteht. Die Filzschicht (F) dagegen nimmt hier nicht an Stärke ab, sondern biegt unvershmälert von der dorsalen zur ventralen Seite des Panzers über. Doch zeigt sie im Übergangsgebiet eine besondere Struktur, indem sie von Fasern durchschossen wird, die von der Grenzschiicht (G) ausgehen und sich durchkreuzend zur Bündellage emporsteigen. Der Verlauf dieses Fasersystems lässt sich am einfachsten so erläutern, dass man sich vorstellt, die Grenzschiichten von Rücken- und Bauchschale gingen

an der Übergangsstelle beider gradlinig weiter und spalteten sich dabei jede in einen Fibrillenpinsel auf; indem die beiden Pinsel sich durchkreuzen, kommt die in Textfig. G sichtbare Anordnung der Fasern in der Filzschicht zustande. —



E.



F.

Textfigur E und F.

Freier Rand des Bauchschildes einer 13,5 cm grossen *Emyda* auf einem diagonalen Durchschnitt, E vorn rechts, F hinten links (vgl. Textfig. D)

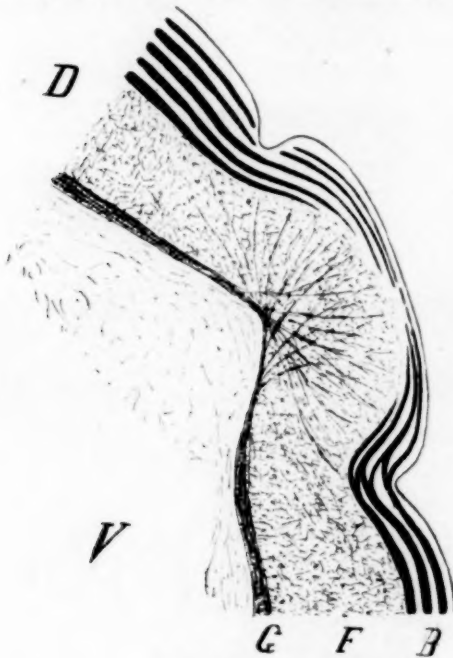
Vergr. 7:1

Hier sei auch bemerkt, dass gelegentlich die Lamellen der Bündelschicht sich gabeln, bezw. miteinander verschmelzen können; bisweilen tritt dieses Verhalten an ein und derselben Stelle bei allen übereinander geschichteten Lagen ein (vgl. Textfig. G rechts unten). —

Zum Schlusse dieses Abschnittes noch ein paar Worte über die Bezeichnung der einzelnen bindegewebigen Hautschichten des Panzers.

Während Hoffmann (a. a. O.) es für schwierig erklärt, ein allgemeines Bild vom Bau der Haut bei den Schildkröten zu entwerfen und seine Übereinstimmung mit dem der übrigen

Reptilien darzutun, äussert Rathke, der durch den kreuzschichtigen Bau der Lederhaut veranlasst wurde, das Integument verschiedener niederer Wirbeltiere einer Prüfung zu unterziehen, dass die Haut der Chelonier wesentlich den gleichen Aufbau zeige wie bei den anderen Reptilien. Die letztere Anschauung vertritt auch Ficalbi, wenn er eine obere lockere Bindegewebsschicht, eine Lage derber Faserbündel und eine Subkutis unterscheidet, somit den Typus der Lederhaut bei den Schildkröten vorfindet, der nach Leydig allen Reptilien gemeinsam ist (obere lockere Grenz-



Textfigur G.

Diagonaler Durchschnitt durch den gemeinsamen Seitenteil von Rücken und Bauchschale einer 13,5 cm grossen Emyda. D = Dorsal-, V = Ventralseite, B = Bündel-, F = Filtz-, G = Grenzschicht. Vergr. 7:1.

schicht, Grundmasse von festerer Beschaffenheit, untere lockere Grenzschicht). Für eine solche Homologisierung lässt sich weiter noch die Gegenwart der diese Schichten senkrecht durchsetzenden aufsteigenden Fasern verwerten, auf deren Vorkommen zuerst Hoffmann aufmerksam gemacht hat.

Besonderes Interesse verdient nun die Frage, wie sind die

einzelnen Schichten der Panzerhaut bei *Emyda* zu deuten. Dass die kreuzschichtige, derbfaserige, von aufsteigenden Fasern durchsetzte Lage dem ähnlich gebauten Teil der Haut des übrigen Körpers entspricht, dürfte keinem Zweifel unterliegen; daher hat auch Rathke mit Recht jenen Abschnitt des Panzers als eigentliche Lederhaut bezeichnet.

Anders dagegen verhält es sich mit der Gleichsetzung der Subkutis der Körperhaut und der mächtigen filzartigen Bindegewebsschicht des Panzers, die Rathke als Unterhautbindegewebe angesprochen hat. Nach den Untersuchungen von Goette (siehe S. 193) fällt die Rumpfmuskulatur im Bereich des Panzers einer Rückbildung anheim und tritt selbst in der embryonalen Anlage nur in spärlichen Resten auf. Der von ihr ehemals eingenommene Raum erscheint schon zu dieser Zeit von einem lockeren Bindegewebe erfüllt, das mit der Anlage der Haut in kontinuierlichem Zusammenhang steht und somit den ganzen Raum zwischen Epidermis und Peritoneum einheitlich durchsetzt. Aus dieser Bindegewebsmasse differenziert sich im Laufe der Entwicklung zunächst unter der Epidermis die Kutis (= Bündelschicht bei *Emyda*); später nimmt der tiefere Teil den Charakter von Unterhautbindegewebe an, indem er, wie Goette sich ausdrückt, von der vordringenden Kutis aufgenommen wird; gegen das Peritoneum hin erhält er einen besonderen, festeren Abschluss (Grenzschicht). Wenn man berücksichtigt, dass somit das „Unterhautbindegewebe“ im Panzer einen viel grösseren Raum einnimmt (nämlich die Stelle der Muskulatur)<sup>1)</sup>, als ihm am übrigen Körper zukommt, dass es ferner den Mutterboden für die Hautknochen des Panzers gibt, die bei *Emyda* dicht über der Grenzschicht entstehen und doch sonst nicht aus der Subkutis hergeleitet werden, und dass schliesslich sein Bau und seine Aufgabe eine ganz andere ist, als jene des Unterhautbindegewebes im allgemeinen, so erscheint es nicht angängig, diese Schicht einfach dem Unterhautbindegewebe gleichzusetzen. Vielmehr liegt eine Hautschicht vor, die topographisch, histologisch und funktionell ausgezeichnet ist, nur dem Panzer zukommt und daher einen eigenen Namen beanspruchen kann; nach ihrer Struktur habe ich die Bezeichnung Filzschicht gewählt.

<sup>1)</sup> Es könnte also in ihm auch peri- und intermuskuläres Bindegewebe vorhanden sein, das beim Schwund der Muskulatur gewuchert ist.



Man könnte denken, die Frage nach der Homologie der Schichten des Panzers und der Haut im übrigen sei am einfachsten aus dem Verhalten beider an den Übergangsstellen zu lösen. Nach den obigen Erläuterungen (vgl. Textfig. E und F) zeigen Bündelschicht und Korium des gewöhnlichen Körperinteguments keine deutliche Kontinuität, so dass man danach an ihrer doch sonst gut begründeten Homologie zweifeln könnte. Die Filzschicht aber hört sehr gut abgeschlossen auf, steht keinesfalls in unmittelbarem Übergang mit dem lockeren Unterhautbindegewebe; auch dieser Umstand würde also für ihre besondere Natur sprechen.

## II. Der Bau der Oberhaut.

Die Epidermis des Panzers von *Emyda* stellt nur einen dünnen (etwa  $75\ \mu$  starken) Überzug seiner mächtigen bindegewebigen Schichten dar. Wie überall bei den Reptilien besteht sie aus zwei, hier ziemlich scharf gegeneinander abgesetzten Schichten (Fig. 11, Taf. XIV), der äusseren, unter schwachen Vergrösserungen fein horizontal gestreift erscheinenden Hornschicht und der inneren aus zahlreichen Zellagen zusammengesetzten Keimschicht (*Stratum Malpighii*). Die erste nimmt ungefähr ein Drittel der Gesamtdicke der Oberhaut ein; dass sie im Gegensatz zur Mehrzahl der Schildkröten nur geringe Härte erreicht, wurde schon in der Einleitung hervorgehoben.

Das *Stratum Malpighii* bietet den üblichen Aufbau dar (Fig. 12 Taf. XIV), eine Reihe basaler Zylinderzellen und darüber mehrere, nach der Hornschicht zu allmählich sich abflachende Lagen polyedrischer Zellen. Zwei Eigentümlichkeiten springen bei Betrachtung der basalen Zellen sofort in die Augen: ihre Abgrenzung gegen die Lederhaut durch einen breiten dunklen Saum (Fig. 11 u. 12, Taf. XIV), der uns bei Untersuchung der Epidermis-Kutisverbindung näher beschäftigen wird, und der Umstand, dass unter ihren meist ellipsoidalen Kernen in gewissen Abständen und mit ziemlicher Regelmässigkeit viel schlankere und dunkler sich färbende Zellkerne auftauchen (Fig. 11, Taf. XIV). Eisenhamatoxylinpräparate lehren, dass diese fast stäbchenförmigen Kerne entsprechend gestalteten basalen Zellen angehören, die sich sehr stark schwärzen, gewöhnlich etwas verbreitert an dem Unterrand der Epidermis beginnen, sich dann leicht verschmälern und wiederum verbreiternd mit zackig ausgeschnittenen oberen Enden oft

etwas tiefer wie ihre Nachbarn in die Zone der polyedrischen Elemente einkeilen (Fig. 12, Taf. XIV). Auch auf Flachschnitten der Haut, die durch das Niveau der basalen Zellschicht gehen (Fig. 13, Taf. XIV), erkennt man diese eigenartigen Elemente ohne weiteres wieder und gewinnt einen noch besseren Überblick über ihre Verteilung. Hier, quer getroffen, unterscheiden sich diese Zellen nicht nur durch ihre geringere Grösse und stärkere Färbbarkeit von der Umgebung, sondern auch durch ihren dreieckigen oder vieleckigen Umriss, von dem scheinbar stellenweise kurze Ausläufer abgehen, die räumlich als flügel- oder lamellenartige Seitenteile des Zelleibes gedeutet werden müssen, die sich zwischen die benachbarten Elemente einschieben.

Prüft man die beschriebenen schlanken, dunklen basalen Epithelzellen an Querschnitten der Epidermis bei hinreichender Vergrösserung, so erweist sich ihre starke Färbbarkeit durch die Anwesenheit kräftig entwickelter Tonofibrillen (Plasmafasern) bedingt (Fig. 26, Taf. XIV e, f, g), die in der Längsrichtung der Zelle verlaufen und sich hauptsächlich in ihrer Peripherie halten, was ja schon durch die Lage des Kernes im mittleren Teil der Zelle verständlich wird. Diese Tonofibrillen sind so dicht angeordnet, dass bei kräftiger Färbung mit Eisenhämatoxylin der von ihnen mantelartig umhüllte Kern kaum mehr zu sehen sein kann. Die Querschnitte der Zellen (an Flachschnitten der Haut) zeigen im Plasma zahlreiche dunkle Punkte, die besonders nach dem Rande zu deutlich hervortreten und nichts anderes sind als die quergetroffenen Tonofibrillen (Fig. 14, Taf. XIV). Je nach dem Grade der Differenzierung der Eisenhämatoxylinpräparate lassen sich die Tonofibrillen nur in den hier besprochenen schlanken basalen Zellen wahrnehmen (Fig. 14, Taf. XIV), oder sie tauchen auch in der Peripherie der übrigen Zellen mehr oder minder deutlich auf (Fig. 15, Taf. XIV). Somit ergibt sich, dass die uns interessierenden stark färbbaren Elemente keineswegs als eine Zellform eigener Art in der basalen Epidermisschicht gelten können, sondern nur durch eine besonders starke Ausbildung der Tonofibrillen gekennzeichnet sind, wie man denn auch bei einigem Suchen Übergänge in der Form und in dem Verhalten der Plasmafasern zu gewöhnlichen Epithelzellen auffindet. Wir werden später hören, dass diese kräftige Entwicklung der Tonofibrillen durch ihren besonders innigen Zusammenhang mit den aufsteigenden Fasern der Leder-

haut bestimmt wird und daher bezeichne ich diese Zellen schon hier als die Ansatzzellen der aufsteigenden Fasern.

Während die früheren Untersucher der Schildkrötenepidermis Zellbrücken nur mühsam, ungewiss oder gar nicht feststellen konnten, finde ich bei *Emyda* Interzellularbrücken im Stratum Malpighii und in der Hornschicht, also in der ganzen Oberhaut, in der schönsten Weise ausgebildet. Zwischen den Seitenflächen benachbarter Zellen der basalen Epidermis-schicht spannen sie sich als zarte Fäden aus, die, vor allem leicht am Flachschnitt der Haut sichtbar, die breiten Lücken zwischen benachbarten Zellen (Fig. 14, Taf. XIV) überbrücken, indem sie sich jederseits an einen der dunklen Punkte ansetzen, die wir eben als Querschnittsbilder der Tonofibrillen kennen lernten (Fig. 15, Tafel XIV). An der oberen Fläche der basalen Epidermiszellen erscheinen sie ähnlich in fadenförmiger Gestalt (Fig. 25, Taf. XIV). In der übrigen Oberhaut dagegen sind die Interzellularlücken gewöhnlich schmaler, daher auch die Brücken kürzer, dabei stark färbbar, so dass sie meist als dicht gedrängte Punkte die Zellen umrahmen (Fig. 12, Taf. XIV). Vor allem schön lässt sich ihr Verhalten an Flachschnitten der Haut studieren. Stellt man auf den mittleren, kernhaltigen Teil einer der polyedrischen Zellen des Stratum Malpighii ein, so erscheint ihr Rand dicht von dunklen Punkten, den kornartigen Brücken, besetzt (Fig. 17, Taf. XIV). Hebt man nun den Tubus langsam, so treten auf der jetzt sichtbar werdenden Oberfläche der Zelle zahlreiche, dicht gedrängte Punkte von gleicher Grösse hervor, deren kontinuierlicher Übergang in die erstgenannten bei Betätigung der Mikrometerschraube festzustellen ist; sie bieten die Zellbrücken in der Flächenansicht dar. In Fig. 19 (Taf. XIV) sind drei benachbarte Zellen wiedergegeben, davon eine in Aufsicht auf die Zelloberfläche, die beiden anderen im optischen Schnitt.

Auch in der Hornschicht bleiben die Zellbrücken unverändert deutlich und lassen sich bis in ihre äussersten Lagen hinein verfolgen, ja sind noch auf der freien Aussenfläche der Hornschicht als feine kurze Erhebungen im Querschnitt wahrnehmbar (Fig. 22, Taf. XIV). Die Elemente der Hornschicht platten sich nach aussen zu ständig ab und werden so schliesslich zu ganz dünnen Schüppchen, die bei schwächeren Vergrösserungen insgesamt der Hornlage die feine Horizontalstreifung verleihen

(Fig. 11, Taf. XIV). Wenn nun auch mit fortschreitender Abflachung die Interzellularlücken schmaler werden, so verschwinden sie doch nie ganz. Die Zellbrücken, welche im Stratum Malpighii gelegentlich noch fädig sein können (Fig. 22, Taf. XIV, untere Zellagen), wobei eine knotenartige Verdickung in der Mitte des Fadens (Bizzozerosche Knötchen, Mittelknötchen) bemerkbar wird, zeigen in der Hornschicht durchweg die gedrungenere Form von Körnern. Wie in den tieferen Schichten der Haut, so vermitteln also bei *Emyda* auch in der Hornlage die Zellbrücken den Zusammenhang der einzelnen Elemente, ein Verhalten, das meines Wissens in keinem Falle mit solcher Deutlichkeit nachgewiesen werden konnte.

Von den Tonofibrillen der basalen Zylinderzellen wurde bereits mitgeteilt, dass sie in der Längsrichtung dieser Elemente verlaufen. Selbst an ungefärbten Präparaten lassen sie sich hier als zarte Streifung der Zellen andeutungsweise erkennen. Auch im übrigen Stratum Malpighii, in dem diese faserigen Bildungen durch Vermittlung der Zellbrücken aus einer Lage in die andere übergehen, ist die allgemeine Zugrichtung der Plasmafasern senkrecht zur Oberfläche der Epidermis. Die Fibrillen sind hier aber gewöhnlich sehr viel schwächer ausgebildet und erscheinen vielfach nur als eine faserige Beschaffenheit des Zellplasmas im allgemeinen. Wenn man an Flachschnitten der Haut auf den optischen Durchschnitt der polyedrischen Zellen einstellt, so gewahrt man eine allerdings viel undeutlichere Punktierung wie auf ihrer Oberfläche (Fig. 17, Taf. XIV): das ist das Querschnittsbild der Tonofibrillen. Hier und da treten einzelne Fibrillen als dunklere Punkte aus der Masse der übrigen hervor, so insbesondere im Umkreis des Zellkernes.

Ein vorzügliches Objekt, um den Verlauf der Tonofibrillen in der gesamten Epidermis zu studieren, ist die Oberhaut der Lippenanhänge von *Emyda*, auf die deshalb noch etwas genauer eingegangen werden soll. Im Stratum Malpighii sind die Interzellularlücken sehr weit und von dünnfädigen Brücken durchsetzt, in deren Mitte eine starke, knötchenartige Verdickung eingeschaltet ist (Fig. 16, Taf. XIV). Der fädige Abschnitt der Brücken erstreckt sich jederseits als zarte Fibrille im Plasma der angrenzenden Zellen fort, wobei im allgemeinen eine Verlaufsrichtung der gesamten Faserung senkrecht zur Fläche der Epi-

dermis zustande kommt. An manchen Stellen machen sich einzelne Faserzüge durch dickere Ausbildung und stärkere Färbung der Fibrillen bemerkbar und lassen sich so durch eine Anzahl übereinander gelegener Zellen mühelos hindurch verfolgen (Fig. 16, Taf. XIV). Dabei stellt man fest, dass die in diesen kräftigeren Zügen von Tonofibrillen gelegenen Mittelknötchen der Brücken durch bedeutendere Grösse ausgezeichnet sind. Solche Züge von Plasmafasern zeigen auch nicht selten Gabelungen (Fig. 16, Taf. XIV, unterste Zelle).

Geht man in der Lippenhaut dem Verhalten der Tonofibrillen gegen die Hornschicht zu weiter nach, so ergibt sich, dass sie auch in den verhornenden Zellen, im Grenzgebiet zwischen Keim- und Hornschicht, erhalten sind; nur ist ihre Verlaufsrichtung vollkommen geändert. Jede platte Zelle der genannten Zone erweist sich auf dünnen Querschnitten aus zahlreichen, dicht gelagerten, in der Abflachungsebene verlaufenden Fasern zusammengesetzt, deren Beziehung zu den Zellbrücken stellenweise einwandfrei zu erkennen ist (Fig. 21, Taf. XIV). Ich stehe nicht an, in dieser Umordnung der Fibrillen das unmittelbare Ergebnis der Formänderung der polyedrischen Zelle zu einem abgeplatteten Schüppchen zu erblicken. Betrachtet man eine solche Zelle von der Fläche, so sieht man die Tonofibrillen grösstenteils als unregelmässig gewellte, dicke, offenbar stellenweise aus mehreren Fäden verklebte Elemente den Kern allseits umziehen (Fig. 23, Taf. XIV). In der näheren Umgebung des Zellkernes, also dort, wo das Schüppchen am dicksten ist, findet man eine undeutliche Punktierung (Fig. 23, Taf. XIV), die Querschnitten von Tonofibrillen entspricht, also Verhältnisse, die noch mehr an die Zustände der polyedrischen Zellen (vgl. Fig. 17, Taf. XIV) erinnern. In den vollkommen verhornten Zellen konnte ich keine Tonofibrillen mehr unterscheiden. Doch nehme ich an, dass sie auch hier erhalten und nur infolge der überaus starken Abplattung der Zellen so dicht aufeinandergepresst sind, dass sich einzelne nicht mehr optisch und färberisch isolieren lassen. Ganz verhornte Zellen bieten bei Flächenbetrachtung nur die dichte und kräftige Punktierung ihrer Oberfläche dar, die durch die Anwesenheit der Interzellularbrücken bedingt ist (Fig. 24, Taf. XIV).

Überschauen wir nochmals den Gesamtverlauf der Tonofibrillen in der Epidermis, so ergibt sich, dass sie



im Stratum Malpighii überwiegend senkrecht zur Oberfläche der Epidermis gerichtet sind, in der Hornschicht dagegen dieser parallel ziehen. Dieses allgemeine Ergebnis steht durchaus in Übereinklang mit den bei anderen Objekten, insbesondere der menschlichen Epidermis, gewonnenen Befunden.<sup>1)</sup>

Ficalbi (s. o.) hat bei Schildkröten auf das Vorhandensein eines Stratum granulosum in der Epidermis kurz hingewiesen. Bei meinem Objekt, *Emyda granosa*, habe ich lange vergebens nach Keratohyalin in der Epidermis geforscht; an Querschnitten der Haut war nichts Sicheres davon zu erblicken. Schliesslich stiess ich aber auf Flachschnitten an der Grenze von Horn- und Keimschicht auf Zellen, die in ihrem Plasma eine Gruppe seitlich vom Kern gelegener kleiner rundlicher Körnchen von wechselnder Grösse enthielten, welche sich mit Eisenhämatoxylin stark färbten (Fig. 20, Taf. XIV). Hier haben wir also eine sehr spärliche Keratohyalinentwicklung vor uns.

Der Verhornungsprozess bei *Emyda* ist, verglichen mit der Schildpattbildung anderer Chelonier, recht kümmerlich. Während bei den Reptilien im allgemeinen die in Verhornung eintretenden Zellen eine dicke exoplasmatische Rinde als hauptsächlichsten Sitz der Keratinisation von einem längere Zeit unverändert bleibenden, den Kern umschliessenden Endoplasma unterscheiden lassen, konnte ich bei *Emyda* von dieser Differenzierung nichts wahrnehmen. Auch die von Ficalbi (s. S. 193) bei verschiedenen Schildkröten festgestellte Gliederung der Hornschicht, die das Schildpatt als mehrere nicht abgeworfene Epidermisgenerationen (der Art, wie sie bei Eidechsen und Schlangen in jeder Häutung entfernt werden) aufzufassen nötigt, fehlt bei *Emyda* durchaus: hier ist die Hornschicht eine ganz einheitliche Lage. Eine besonders differenzierte Zellschicht auf der Aussen- seite der Hornschicht (Oberhäutchen) fehlt wie bei allen Schildkröten, was bei dem Mangel richtiger Häutungen nicht verwunderlich ist.

In der Epidermis der Rückenschale beherbergt das Stratum Malpighii verästelte Pigmentzellen (Melanophoren), der Bauchschale fehlen sie vollkommen. Von diesen Elementen wird offen-

<sup>1)</sup> Über das Verhalten der Epidermistonofibrillen bei *Emyda* vgl. auch meine im Arch. f. Zellforschung Bd. XVI erscheinende Abhandlung: Über den Nachweis der Epidermis-Tonofibrillen bei *Emyda* im polarisierten Licht.

bar Pigment an gewöhnliche Epidermiszellen abgegeben. Bisweilen gelangen sie beim Wachstum der Epidermis in die Hornschicht hinein und gehen hier zugrunde.

Gelegentlich stösst man auf zweikernige Zellen in der Epidermis (Fig. 18, Taf. XIV), ferner auf Elemente, die ausser dem Kern einen bläschenförmigen Einschluss (4  $\mu$  und kleiner) mit kräftig färbbarer Wandung besitzen (Fig. 17, Taf. XIV); seine Bedeutung und Herkunft vermag ich nicht zu erklären.

### III. Die Epidermis-Kutisverbindung.

Der unterste Abschnitt der basalen Epidermiszellen fällt (selbst am ungefärbten Präparat) als eine bandartige Zone auf (Fig. 11 u. 12, Taf. XIV), die stark Kollagenstoffe (z. B. Säurefuchsin) speichert. Unter schwächeren Vergrösserungen zeigt sie eine Art Querstreifung oder Zusammensetzung aus kleinen, senkrecht zur Epidermis gestellten Stäbchen. Diese erwiesen sich unter starken Objektiven als Fortsetzung der aufsteigenden Fasern: jede derselben zerfällt nämlich, in der Nähe der Epidermis angelangt, in eine Anzahl von kollagenen Fasern, die etwas auseinanderweichen und damit insgesamt die Form eines schanken Kegels annehmen (Fig. 25, Taf. XIV). Die mittleren Fasern eines solchen Endkegels streben auf geradem Wege der Epidermis zu, die peripheren dagegen biegen zunächst allseits ab, so dass sie sich mit denen benachbarter aufsteigender Fasern guirlandenartig treffen. Schliesslich aber dringen beiderlei „Fasern“ — wie es zunächst den Anschein hat — in die Epidermis ein und zwar nicht nur in die Interzellularlücken zwischen den basalen Zylinderzellen, sondern in diese Zellen selbst. Dieser letzte in die Epidermis vordringende Teil der aufsteigenden Bündel verursacht die schon bei schwächeren Vergrösserungen wahrnehmbare kollagene Zone der Epidermis.

In bezug auf die Einzelheiten dieser Endigung der aufsteigenden Fasern, wie sie am Querschnitt der Haut erscheint, ist noch folgendes bemerkenswert. Vielfach tritt am Unterrand der Epidermis eine Verschmälerung der einzelnen kollagenen „Fasern“ auf, die aber weiterhin sich wieder verdicken und so das Ansehen ganz schlanker Keulchen gewinnen (Fig. 25, Taf. XIV), die alle in der gleichen Höhe der Oberhaut ihr Ende erreichen. Aus dem letzteren Grunde ist die kollagene Zone der Epidermis

fast geradlinig begrenzt. Auf jede Epidermiszelle entfallen zwei bis vier der geschilderten „Fasern“. An dünnen Schnitten und bei hohen Vergrößerungen sieht man aber, dass auch die unteren, zwischen den Fasern gelegenen Enden der basalen Epidermiszellen, die etwa  $\frac{1}{4}$  ihrer Länge ausmachen, eine vom übrigen Teil der Zelle abweichende kollagene Färbung besitzen (in Fig. 25, Taf. XIV nur leicht angedeutet) und zwar erscheinen sie bei Tinktion mit (Eisenhämatoxylin und) Pikrin-Säurefuchsin nach van Gieson zart rötlich gegenüber dem gelben Rest der Zelle. Die obere Grenze der rötlichen Farbe geht genau so weit, wie die eindringenden Fasern. Was sie zu bedeuten hat, ergibt sich aus Flachschnitten.

An Horizontalschnitten durch die Epidermis begegnet man nämlich in dem Niveau des unteren Abschnittes der basalen Zylinderzellen einem Netzwerk aus kollagener Substanz, das polygonale, drei- bis sechseckige Maschen besitzt, deren Grösse etwa zwischen 2 und 4  $\mu$  schwankt (Fig. 27, Taf. XIV). Die Balken des Netzes sind nicht von gleicher Dicke, im allgemeinen messen sie etwa 1  $\mu$ . Bei Betrachtung eines grösseren Abschnittes dieses Netzes treten in ihm einzelne stärkere Züge hervor, die sich über eine Anzahl Maschen hinweg verfolgen lassen (Fig. 27 und 28, Taf. XIV). Hier und da sieht man in einzelnen Maschen kleine, blind endigende Zweige des Netzwerkes eine kurze Strecke weit einspringen.

Setzen wir diese Beobachtung mit der erstgenannten am Querschnitt der Haut in Zusammenhang, so ergibt sich, dass die in der Epidermis gelegenen Endabschnitte der aufsteigenden Fasern nicht fadenförmig sind, wie es zuerst scheinen möchte, sondern als die (reellen und optischen) Querschnitte der Netzmaschen gelten müssen. Damit findet auch die abweichende (kollagene) Färbung des unteren Endes der basalen Epidermiszellen ihre Erklärung. Sie wird durch jene Abschnitte der Netzbalken bedingt, die im Querschnitt der Haut von der Fläche aus sichtbar sind.

Dass diese Verknüpfung von Quer- und Flachschnittbild richtig ist, folgt mit zwingender Notwendigkeit aus einer Kontrolle der Beziehungen zwischen dem basiepithelialen Netz, wie ich es im folgenden nennen will, und den aufsteigenden Fasern an Flachschnitten. Da die Horizontalschnitte der Haut selten genau der Oberfläche parallel gehen, schon deshalb, weil

diese auf grössere Ausdehnung hin nie vollkommen eben ist, lassen sich an ein und demselben Schnitt häufig in dem gleichen Gesichtsfeld des Mikroskops die Bilder benachbarter Niveaus miteinander vergleichen. Schreitet man so allmählich von der Epidermis zur Lederhaut fort, so gewahrt man zunächst, dass die Maschen des basiepithelialen Netzes kleiner und rundlicher, die sie begrenzenden Züge dagegen dicker werden (Fig. 29, Taf. XIV). Ist man am Unterrand der Epidermis angelangt, so hat sich das Verhältnis von Maschen und Balken des Netzes geradezu umgekehrt: der Durchmesser der Maschen ist kleiner als die Dicke der sie umschliessenden Netzbalken, so dass der Eindruck eines Netzes fast verloren geht und an seine Stelle das Bild einer Platte getreten ist, die von zahlreichen, zu Gruppen geordneten, relativ kleinen Öffnungen durchbrochen ist (Fig. 30, Taf. XIV). Weiter in die Lederhaut hinein zerfällt das Netz in einzelne rundliche Abschnitte, die nichts anderes sind als die kegelförmig ausgeweiteten Enden der aufsteigenden Fasern; nunmehr bilden die Öffnungen nur noch zerstreute kleine, fast punktförmige Gebilde<sup>1)</sup> (Fig. 31, Taf. XIV). Schliesslich verschwinden auch diese; der Querschnitt der aufsteigenden Fasern verjüngt sich; anfangs besitzt er vor allem im mittleren Teil noch eine lockere Beschaffenheit, so dass er wiederum netzartig erscheint (Fig. 32, Taf. XIV); bald aber nimmt er, zunächst in der Peripherie dichtes Gefüge an. Die hier geschilderten Bilder lassen sich an 15  $\mu$  dicken Schnitten durch schrittweises Einstellen auf verschiedenen Ebenen an ein und demselben Querschnitt einer aufsteigenden Faser verfolgen.

Die Gesamtheit unserer Beobachtungen lehrt also, dass die aufsteigenden Fasern, an der Unterseite der Epidermis angelangt, sich aufsplintern, zum basiepithelialen Netz vereinigen und in das Epithel eintreten. Man kann somit sagen, dass das Netz aus den aufsteigenden Fasern hervorgeht. Doch hängt es auch mit den Lagen der Bündelschicht innig zusammen. Wie früher beschrieben, steigen diese Lagen, immer schwächtiger werdend und unter Lockerung der einzelnen Bündel voneinander, unter schrägem Verlauf bis dicht an den Unterrand der Epidermis heran. Auf senkrechten Durchschnitten der Haut ist über die Art der Endigung der einzelnen Bündel nichts Gewisses zu erkennen. An Flachschnitten dagegen kann man wenigstens fest-

<sup>1)</sup> Sie sind an der Anwesenheit der Tonofibrillen kenntlich (s. S. 220).

stellen, dass hier und da ein einzelnes Bündel in das basiepitheliale Netz eintritt (Fig. 28, Taf. XIV): ohne seine allgemeine Verlaufsrichtung zu ändern, gibt es mehrfach Seitenzweige an das Netz ab und löst sich so schliesslich ganz in ihm auf. Ich möchte vermuten, dass die oben erwähnten stärkeren Züge im basiepithelialen Netz grossenteils auf seinen Zusammenhang mit den horizontalen Bündeln zurückzuführen sind. Entsprechend dem gekreuzten Verlauf benachbarter Lagen der Bündelschicht treten ihre Fasern in zwei zueinander senkrechten Richtungen an das basiepitheliale Netz heran.

Das basiepitheliale Netz ist am schönsten darstellbar durch mässig starke Färbung mit Eisenhämatoxylin und kräftige mit Pikrinsäure-Säurefuchsin nach van Gieson. Auch bei der Doppelfärbung Eisenhämatoxylin-Eosin tritt es klar hervor; selbst bei einfacher Färbung mit Eisenhämatoxylin lässt es sich durch entsprechende Differenzierung wohl kenntlich machen.

Wie verhalten sich nun die Epidermiszellen zu dem basiepithelialen Netz? Aus dem Querschnitt der Haut (Fig. 25, Taf. XIV) ergab sich, dass in jede basale Epidermiszelle zwei bis vier der scheinbar faserartigen Endausläufer der aufsteigenden Fasern eintreten. Damit steht in Übereinklang, dass im Flachschnitt auf je eine basale Epidermiszelle mehrere Maschen des basiepithelialen Netzes entfallen; man vergleiche z. B. die bei derselben Vergrösserung wiedergegebenen Fig. 14 u. 15 mit Fig. 29 u. 30 (Taf. XIV). Das untere Ende jeder basalen Zylinderzelle ist also in mehrere Fortsätze ausgezogen, deren jeder in einer Masche des Netzes ruht. Die Gestalt der Fortsätze muss natürlich der Form der Maschen entsprechen, da sie jene ausfüllen; man wird sie als ungefähr zitzenförmig bezeichnen können, da nach dem vorhin Gesagten die Netzlücken gegen die Kutis hin allmählich kleiner werden. Das gilt besonders für die Zellen, welche mitten über einer aufsteigenden Faser gelegen sind und tief in ihren Endkegel hineinragen (vgl. Fig. 25, Taf. XIV). Jetzt verstehen wir auch die Gruppierung der Netzmaschen, die bei Flachschnitten ganz nahe der Kutisgrenze sichtbar ist (Fig. 29 u. 30, Taf. XIV): jede Gruppe umfasst die Gesamtheit der Ausläufer einer einzelnen Epidermiszelle.

An stark mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten ist



jede Masche des basiepithelialen Netzes von einem Kranz dunkler Punkte eingesäumt (Fig. 29 u. 30, Taf. XIV), und gerade diese Eigentümlichkeit lässt schon bei alleiniger Tinktion mit dem genannten Farbstoff die Netzlücken scharf hervortreten und gestattet, sie bis zu den geringsten Dimensionen hinab zu verfolgen. Die Punkte sind nichts anderes als Querschnitte von Tonofibrillen, die somit nicht nur als einheitlicher Mantel den oberen (kernhaltigen) Teil der basalen Epidermiszellen umhüllen, sondern auch in die Fortsätze eintreten und sich hier so anordnen, dass sie wiederum ganz ausgesprochen sich in der Peripherie jedes Fortsatzes halten. In dem Maße, wie die Fortsätze sich zur Kutis hin verschmälern, drängen sich die Fibrillen in ihnen zusammen, so dass die Fortsätze zuletzt nur noch ein Bündel von Tonofibrillen darstellen (Fig. 31, Taf. XIV).

Die Beziehungen zwischen den Tonofibrillen und dem basiepithelialen Netz sind auf Querschnitten der Haut schwierig zu deuten. Nur die optischen Durchschnitte der Netzmaschen sind deutlich wahrzunehmen und erscheinen unter dem Trugbild von Fibrillen (Fig. 25, Taf. XIV); doch kann man sich auch hier durch sorgsame Handhabung der Mikrometerschraube überzeugen, dass diese „Fibrillen“ nicht faden-, sondern lamellenartig sind. Dass dagegen die zarte kollagene Färbung des unteren Saumes der Epidermis durch die flächenhaft sichtbaren Anteile der Netzmaschen hervorgerufen werden lässt sich höchstens an gelockerten Stellen der Schnitte feststellen (Fig. 26 a und b, Taf. XIV): hier gewinnt man den Eindruck, dass die an die Zellen herantretenden Fasern sich flächenhaft verbreitern und ihnen anlegen.

Fasst man zunächst die erwähnten fibrillenartig erscheinenden Kantenansichten der Netzmaschen ins Auge, so gewahrt man oft, dass die Tonofibrillen, welche die basalen Zellen mantelartig umhüllen, am oberen Rande des basiepithelialen Netzes endigen und zwar so, dass jede Tonofibrille in einer kollagenen „Faser“ ihre Fortsetzung findet (Fig. 26 c, Taf. XIV). Bei einem solchen Verhalten würden also die Fortsätze der basalen Zellen, die in die Netzmaschen hineinragen, ohne Tonofibrillen sein. Diese Auffassung widerspricht aber dem Flachschnittbild, in dem jede Netzmasche von den punktförmigen Durchschnitten der Tonofibrillen umsäumt ist. Und in der Tat lässt sich oft bei genauer Beobachtung feststellen, dass die Tonofibrillen, an der kollagenen

Faser angelangt, sich gabeln und sie beiderseits weiter begleiten (Fig. 26 c, Taf. XIV). Was so als Gabelung einer Tonofibrille erscheint, mag in vielen Fällen derart zustande kommen, dass zwei bis dahin dicht beieinander ziehende Tonofibrillen, am basi-epithelialen Netz angelangt, auseinanderweichen und in benachbarte Netzmaschen eintreten. Übrigens will ich keineswegs bestreiten, dass auch tatsächlich an der Obergrenze des basi-epithelialen Netzes Tonofibrillen endigen; dafür sprechen vor allem jene seltenen Fälle, in denen ich den Zusammenhang eines flächenhaft getroffenen Netzbalkens mit den Tonofibrillen wahrnehmen konnte (Fig. 16 d, Taf. XIV). Die Regel stellt ein solches Verhalten aber nicht dar; vielmehr lässt sich vor allem an den schlanken, tief geschwärzten basalen Zellen mit Sicherheit erkennen, dass die Tonofibrillen in die basalen Fortsätze der Zellen eintreten, indem sie zu einem Büschel auseinanderfahren (Fig. 26 e–g, Taf. XIV). Eine derartige Endigung der Tonofibrillen muss ja auch nach den schon besprochenen Flachschnittbildern ohne weiteres erwartet werden.

Hier ist der Ort, auf die Lagebeziehungen zwischen den schlanken Zellen mit kräftiger Ausbildung der Tonofibrillen und den aufsteigenden Fasern des Korioms hinzuweisen. Diese Zellen befinden sich stets mitten über dem Ansatz einer aufsteigenden Faser, d. h. sie hängen mit jenen Maschen des basi-epithelialen Netzes zusammen, die aus dem zentralen Teil einer aufsteigenden Faser hervorgehen, der geradewegs zur Epidermis emporstrebt. Daher habe ich sie schon oben als die Ansatzzellen der aufsteigenden Fasern bezeichnet. Bei der Untersuchung von Querschnitten der Haut (Fig. 11 u. 12, Taf. XIV) muss man mit Rücksicht auf diesen Zusammenhang in Betracht ziehen, dass er auf dünnen Schnitten nicht immer zum Ausdruck kommen kann, weil die aufsteigenden Fasern oft nicht ganz gerade und senkrecht zur Epidermis verlaufen; daher wird man hier und da tief geschwärzte Zellen finden, unter denen keine aufsteigende Faser sichtbar ist, und umgekehrt aufsteigenden Fasern begegnen, die einer Fortsetzung durch fibrillenreiche basale Zellen zu ermangeln scheinen.

Zum Schlusse dieses Abschnittes ein paar Hinweise über die in der Literatur vorliegenden Angaben betr. Epidermis-Kutisverbindung bei den Reptilien! Krauss (1905) hat

diese Frage zum Gegenstand einer besonderen Untersuchung gemacht und ist zu dem Ergebnis gekommen, dass in einer bestimmten Periode der Embryonalentwicklung die Entstehung der Kutis vom Rete Malpighii ausgeht, und dass solche an die Embryonalentwicklung erinnernde Verhältnisse auch in der Haut mancher erwachsener Reptilien vorkommen, sei es in der Form protoplasmatischer oder gallertgewebeartiger Partien zwischen Epidermis und Kutis oder einer mangelhaften kollagenen Abgrenzung der Epidermis von der Kutis. So sieht denn auch Krauss in den Verzahnungen der Kutis mit der Epidermis eine „Kollagenbildung im basalen Protoplasma-gebiet der Epidermiszellen“. Schon vor Jahren (W. J. Schmidt 1910, S. 689 u. 1913 S. 399) habe ich nicht dahin geäußert, dass mir bei meinen vielfältigen Untersuchungen am Integument der Reptilien niemals etwas vor Augen gekommen ist, das diese Anschauungen von Krauss stützen könnte, indem ich weder in embryonaler Zeit noch beim erwachsenen Tier Übergänge zwischen dem Plasma der basalen Epidermiszellen und der kollagenen Substanz feststellen konnte. Wenn ich somit grundsätzlich einen anderen Standpunkt als der genannte Autor einnehme, so finden sich doch bei ihm viele richtige Beobachtungen.

Unter den verschiedenen Arten der Verbindung von Epidermis und Kutis erwähnt Krauss die Verzahnung beider Schichten, wie er sie vor allem beim Alligator beobachten konnte. Sie beruht darauf, dass die an die Epidermis angrenzenden kollagenen Fasern kleine Zähne in und zwischen die Protoplasma-körper der basalen Epithelzellen hineinsenden. Das Bild, welches Krauss zur Illustration dieser Verbindung gibt (Fig. 14, Taf. 23 a. a. O.), entspricht durchaus unserer Figur 25 (Taf. XIV), hinsichtlich des Verhaltens der in die Epidermis eindringenden kollagenen „Fasern“. Nur fasst Krauss die eindringenden kollagenen Massen beim Alligator als wirkliche Fasern auf, während wir bei Emyda in ihnen die optischen und reellen Durchschnitte des basiepithelialen Netzes erkannten.

Nun hat aber schon Lwoff (1885) in der Haut junger Krokodile beobachtet, dass die untere Grenze der Epidermis zahnartig ausgeschnitten ist und ähnliche Zähnen auch auf der oberen Fläche der Kutis zu sehen sind. „Der erste Eindruck von diesen Präparaten führt zu dem Schlusse, dass die Zähnen

der Epidermis und der Kutis in der normalen Lage die Vertiefungen zwischen einander einnehmen und also die Verbindung zwischen diesen zwei Schichten der Haut befördern“ (S. 320—321 a. a. O.). Um die Art dieser Verbindung genauer festzustellen, untersuchte Lwoff die Zähnnchen der Epidermis und Kutis en face: an solchen Präparaten stellte die Oberfläche der Kutis ein Netzwerk von dünnen Querbalken dar, die kleine, bald rundliche, bald längliche Zwischenräume umschliessen; das Netzwerk erhebt sich leistenartig über die Oberfläche der Kutis. Vergleicht man Fig. 6 (Taf. VI) bei Lwoff mit unseren Abbildungen Fig. 27 und 29 (Taf. XIV), so ergibt sich mit Sicherheit, dass der Autor das basiepitheliale Netz vor Augen gehabt hat. Die Unterseite der Epidermis bot Lwoff ein ähnliches Bild von einem Netzwerk dar, und zwar entfielen auf die Unterfläche jeder Zelle 10—12 Netzmaschen, wie mit einer hübschen Abbildung (Fig. 7, Taf. VI a. a. O.) belegt wird. So kommt denn Lwoff zum Schluss, dass von der unteren Fläche der Epidermis, ebenso von der oberen der Kutis, Leisten oder Brücken einander entgegengehen, die an Querschnitten als Zähnnchen erscheinen.

Krauss (1905), dem Lwoffs Arbeit bekannt ist, geht auf die vorstehend mitgeteilten Beobachtungen dieses Autors nicht näher ein, anscheinend, weil er selbst keine Flächenbilder untersucht hat und daher mit der Lwoffschen Darstellung nichts anzufangen wusste. Bei *Emyda* finde ich die Angaben des russischen Forschers durchaus bestätigt und daher glaube ich auch, dass sie fürs Krokodil zu Recht bestehen: ja ich möchte vermuten, dass ein basiepitheliales Netz vielfach dort ausgebildet ist, wo man bisher von einer Verzahnung durch fadenartige kollagene Elemente gesprochen hat.

Nach Krauss (a. a. O. S. 344 und 356) geben die kollagenen Zähnnchen die Ursprungsstätte für die Tonofibrillen ab, so dass zwischen Epithel- und Bindegewebsfasern ein inniger Zusammenhang besteht, den er als Kontinuität bezeichnet. Ein solcher Ausdruck ist vom Standpunkt des Autors aus zulässig: denn wenn nach ihm in embryonaler Zeit zwischen Epidermis und Kutis eine Zone bestehen kann, die allmählich und ohne scharfe Abgrenzung in beide Schichten übergeht, so dass es nicht mehr möglich ist zu sagen, wo die Epidermis aufhört und die

Kutis anfängt, so lässt sich vorstellen, dass hier fibrilläre Bildungen auftreten, die später zu einer Hälfte kollagene Fasern, zur anderen Tonofibrillen werden, und somit der Zusammenhang zwischen kollagenen Fasern und Tonofibrillen auf den ursprünglichen Zustand einer einheitlichen faserigen Bildung zurückgehen würde. Dadurch bleibt aber unberührt, dass im fertigen Zustand Tonofibrillen und kollagene Fasern ihrer chemischen und physikalischen Natur nach durchaus verschiedene Dinge sind; hierfür sprechen nicht nur die bekannten Unterschiede in ihrem Färbungsverhalten, sondern auch polarisationsoptische Beobachtungen, über die ich anderswo berichten will<sup>1)</sup>. Gegenüber Krauss sehe ich die Ursache der innigen Verbindung von Tonofibrillen und kollagenen Fasern nicht in ihrer Genese aus einer einheitlichen Anlage, sondern in der funktionellen Leistung beider, die eine so innige Verknüpfung verlangt. Den Ausdruck Kontinuität würde ich daher für diesen Zusammenhang nicht verwenden, sondern nur eine unmittelbare oder durch ein Kittmaterial bewirkte, dauerhafte Verbindung der beiderlei Faserarten annehmen. Übrigens ergeben ja unsere Beobachtungen, dass nur ein Teil der Tonofibrillen an der oberen Grenze des basiepithelialen Netzes ansetzt, die Mehrzahl dagegen, vor allem die mitten über den aufsteigenden Fasern gelegenen, mit den Fortsätzen der Epithelzellen in seine Maschen eintreten und somit nicht in einer eigentlichen direkten Verbindung mit kollagenen Fasern stehen.

#### IV. Die funktionelle Bedeutung des Aufbaues der Panzerhaut.

Rufen wir uns noch einmal kurz die wichtigsten Züge der Architektur des unverknöcherten Panzers von Emyda ins Gedächtnis zurück, wie sie sich nach dem vorstehend Mitgeteilten ergaben.

Von den zwei Schichten der Lederhaut besitzt die äussere Bündelschicht eine verwickelte, aber gesetzmässige Struktur: kräftige kollagene Bündel sind in mehreren Lagen übereinandergeschichtet, und zwar so, dass die bandartig abgeplatteten, auf der Kante stehenden Fasern in jeder Lage unter häufiger Gabelung und Anastomose („geschlitzte Bindegewebsplatten“) fast

<sup>1)</sup> Vgl. meine Abhandlung: Über den Nachweis der Epidermis-Tonofibrillen in polarisiertem Licht. Arch. f. Zellforschung, Bd. XVI.



parallel, von Schicht zu Schicht aber rechtwinklig gekreuzt — hinsichtlich der Schale im ganzen diagonal — verlaufen. Die einzelnen Bündellagen erstrecken sich jeweils nur über einen kleinen Abschnitt der Schale, indem sie schräg gegen die Epidermis ansteigen, derart, dass sie sich zum Rande der Schale hin dachziegelartig überdecken. Dabei beginnt eine jede Lage dünn an der Unterseite der Bündelschicht, nimmt langsam an Stärke zu und läuft gegen die Epidermis hin wiederum verjüngt aus. Unter der Oberhaut tritt eine Lockerung des im übrigen sehr festen Gefüges der Bündelschicht ein. Die beschriebenen Lagen der Bündelschicht werden von senkrecht zur Epidermis aufsteigenden Fasern durchsetzt, die in den schlitzartigen Spalten zwischen den anastomosierenden Bündeln der einzelnen Lagen hindurchtreten. An der Grenze benachbarter „horizontaler“ Schichten findet eine Aufspaltung der senkrecht verlaufenden Fasern statt, und indem die Gabeläste benachbarter Fasern sich verbinden („Umbündelung“), kommt es zur Bildung eines Raumgitters, dem die „horizontalen“ Bündel unverschiebbar eingelagert erscheinen. Die oberen Enden der senkrecht aufsteigenden Fasern vermitteln den Zusammenhang zwischen Epidermis und Kutis: sie dringen in die Oberhaut ein und liefern das basiepitheliale Netz, welches die Ausläufer der epidermalen Zylinderzellen in sich aufnimmt; diejenigen basalen Epidermiszellen, welche gerade über dem Ansatz einer aufsteigenden Faser sich befinden, sind durch starke Ausbildung von Tonofibrillen gekennzeichnet („Ansatzzellen“). Auch die „horizontalen“ Lagen der Bündelschicht gehen schliesslich, wenigstens zum Teil, in das basiepitheliale Netz ein. Die innere, mächtige Lage der Lederhaut, die Filzschicht, besitzt keinen streng geregelten Faserverlauf; sie nimmt die unteren Enden der aufsteigenden Fasern und die hier auslaufenden Lagen der Bündelschicht in sich auf. An ihrer Unterfläche verdichtet sie sich zur Grenzschicht, die eine Andeutung von kreuzweiser Schichtung mehrerer Faserlagen erkennen lässt.

Wenn wir nun versuchen, diese Architektur der häutigen Schale von *Emyda* in bezug auf ihre mechanische Bedeutung zu analysieren, so müssen wir uns zunächst einmal die biologische Aufgabe des Schildkrötenpanzers vergegenwärtigen. Bei den meisten erwachsenen Formen besteht er aus einer in

ihrer ganzen Ausdehnung knöchernen Hülle, einem Aussenskelett, das die Form des Rumpfes bestimmt, den umschlossenen Weichteilen Halt, Muskeln Ansatzpunkte bietet und zugleich eine undurchdringliche, druckfeste Kapsel darstellt, die dem Besitzer ganz erheblichen Schutz gegen mechanische Schädigungen verleiht, zumal Kopf und Beine darin aufgenommen werden können; vermögen doch schon verhältnismässig kleine Schildkröten beträchtliche Belastungen ohne Schaden zu ertragen. Bei diesen Leistungen treten die in den Hautpanzer aufgenommenen endoskelettalen Stücke (obere Bögen und insbesondere Rippen) infolge ihrer schwachen Ausbildung bzw. Reduktion beim erwachsenen Tier zurück, während die Entwicklung der Hornschicht zu einer Schildpattlage eine weitere Festigung des Panzers bedeutet. Die Widerstandsfähigkeit des Panzers gegen Druck beruht aber nicht nur auf seinem Material (Knochen und Schildpatt), sondern auch auf seiner Form: die Rückenschale vor allem der Landschildkröten bildet eine Kuppel, deren Druckfestigkeit durch die Verbindung mit dem einem Fundament (Widerlager) vergleichbaren Bauchschild noch weiterhin erhöht wird (vgl. betr. der Bedeutung von Form und Anordnung der einzelnen Knochenstücke Bienz 1895).

Der knöcherne Zustand des Panzers wird aber erst allmählich im Laufe der Ontogenese erreicht, so dass bei allen jugendlichen Schildkröten mehr oder minder grosse, von Bindegewebe erfüllte Lücken in ihm vorhanden sind. Diese bindegewebigen Anteile der Schale erhalten sich bei manchen wasserlebigen Formen, so auch den Trionychiden, zeitlebens in auffallend grossem Umfange, ja nehmen mit dem Grösserwerden der Schale in den absoluten Maßen zu; das muss als eine Rückbildung des knöchernen Panzers gelten, die offenbar im Zusammenhang mit der für das Leben im Wasser erwünschten Verminderung des spezifischen Gewichtes erfolgte. Somit wird die Schale der Schildkröten einerseits vorläufig aus Bindegewebe modelliert und nach und nach (mit zunehmendem Alter der Tiere) in Knochen ausgeführt, ähnlich wie die knorpelige Anlage des Endoskeletts der höheren Wirbeltiere durch Knochen ersetzt wird. Andererseits sehen wir auch das Bindegewebe als endgültiges Baumaterial, nämlich als Vertreter des Knochens, fungieren. Dieser letzte Fall ist auch bei dem häutigen An-

teil des Panzers der erwachsenen *Emyda* gegeben, und die Frage nach der funktionellen Bedeutung seiner Architektur wird somit zunächst dahin gehen, inwiefern sein Aufbau geeignet erscheint, ein Aussenskelett, eine formkonstante, druckfeste Kapsel zu schaffen, bzw. die vorhandenen knöchernen Elemente des Panzers in dieser Weise zu ergänzen. Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, dass die Anforderungen an Druckfestigkeit bei den wasserlebigen Schildkröten nicht so weitgehend zu sein brauchen wie bei landlebigen, und dass die Erzielung einer hohen Druckfestigkeit durch die Entwicklung einer hoch gewölbten Kuppel hier mit der Ausbildung einer für das Schwimmen geeigneten Panzerform konkurrieren muss.

Das wesentliche Bauelement des unverknöcherten Panzers, die kollagene Faser, erscheint an sich wenig geeignet als Skelettsubstanz; denn ihr physikalischer Charakter wird bekanntlich durch ihre enorme Zugfestigkeit (in Richtung der Faserachse) und geringe Biegezugfestigkeit bestimmt. Das Überwiegen der Zugfestigkeit über die Biegezugfestigkeit ist eine durchgehende Eigentümlichkeit fadenartiger Gebilde; lässt sich doch mittels eines Fadens, der unter seinem eigenen Gewicht zusammenknickt, eine weit erheblichere Last ziehend von der Stelle bewegen. So findet sich denn die kollagene Faser vor allem dort im Organismus verwendet, wo Zugkräfte übertragen oder Widerstand gegen sie geleistet werden soll (Sehnen, Bänder). Doch gibt es auch Fälle, in denen durch eine bestimmte Anordnung zugfester Elemente druckfeste Gebilde erzeugt werden, z. B. die Schwanzflosse des Delphins nach Roux (1895), bei der sogar ein Wechsel zwischen Biegsamkeit und Festigkeit in dieser Weise ermöglicht ist. Auch die mechanischen Eigenschaften der häutigen Schale von *Emyda granosa* werden durch eine bestimmte Anordnung der kollagenen Fasern erzielt.

Da nun die Panzerhaut aus einer Spezialisierung des gewöhnlichen Integuments hervorgegangen ist, so fragt es sich, welche Besonderheiten die Haut der Schale diesem gegenüber aufweist und wie hieraus ihre abweichenden Eigenschaften resultieren. Damit empfiehlt es sich, zunächst einmal den Bau des gewöhnlichen Integuments mit Rücksicht auf seine Leistungen zu prüfen.

Eine durchgreifende Eigentümlichkeit im Bau der Lederhaut der niederen Wirbeltiere ist die Anwesenheit mehrerer kreuzschichtiger Lagen, deren jede aus einer parallelfaserigen Schicht von leimgebenden Bündeln besteht, die in der Diagonalrichtung des Körpers ziehen, deren Faserrichtung aber von Schicht zu Schicht gegen  $90^{\circ}$  gekreuzt ist, also eine Architektur, wie sie der Bündellage der Panzerhaut von *Emyda* in ausgesprochenster Form zukommt. Dieser Aufbau der Lederhaut wurde schon von Rathke bei verschiedenen Gruppen der niederen Wirbeltiere festgestellt und mehrfach ist auf seine mechanische Bedeutung hingewiesen worden. So sagt z. B. Biedermann (1914, S. 935): „Handelt es sich um bindegewebige Häute und Membranen, welche dehnenden Kräften Widerstand leisten sollen und bei denen es auf besondere Festigkeit ankommt, so finden wir meist, wie bei den Faszien, zwei sich mehr oder weniger genau unter rechtem Winkel kreuzende Fibrillensysteme, wobei die einer Richtung angehörenden Bündel immer in einer Schicht zusammenliegen . . . . Diese Art der Anordnung findet sich namentlich in der Lederhaut.“ Als Beispiel hierfür zieht der Autor insbesondere die Kutis der Selachier heran und hebt die erstaunliche Ähnlichkeit ihres Faserverlaufs mit dem Aufbau gewisser Kutikularbildungen, namentlich des Chitinpanzers mancher Käfer, hervor.

Eine genauere mechanische Analyse eines hierher gehörigen bestimmten Falles, nämlich der Kutis des Störs, hat aber meines Wissens nur Gebhardt (1914) unternommen. Die über 5 mm dicke Haut, welche den kreuzschichtigen Aufbau zeigt, ist durch eine grosse Geschmeidigkeit — sie stellt also gewissermassen ein Gegenstück zur Panzerhaut von *Emyda* dar — ausgezeichnet, die zunächst mit der grossen Dicke gar nicht zu harmonieren scheint. Sie beruht auf der weitgehenden Verschiebbarkeit der einzelnen Lamellen der Kutis gegeneinander, die nicht nur auf die Beförderung der Gleitungsmöglichkeit durch rechtwinklige Faserkreuzung einander berührender Flächen zurückzuführen ist, sondern auch auf die spärliche Ausbildung senkrecht aufsteigender Bündel, die eine Verschieblichkeit in gewissen Grenzen zulässt, während eine solche durch spitzwinklig von der Fläche einer Lamelle in die gegenüberstehende der anderen eindringende

anastomosierende Bündel weit gründlicher aufgehoben würde. Die Geschmeidigkeit der Lederhaut infolge ihrer Zerlegung in einzelne, flächenhaft gegeneinander verschiebbliche Lamellen, geht letzten Endes darauf zurück, dass der Widerstand eines gebogenen Körpers quadratisch mit seiner Höhe in der Biegeungsebene wächst. Setzen wir etwa die Dicke eines Balkens  $= a$ , dann wäre sein Biegungswiderstand  $a^2$ . Zerlegt man nun den Balken durch einen Längsschnitt in der Mitte seiner Höhe in zwei Teile, so daß aus ihm zwei übereinanderliegende Balken, jeder von halber Höhe des ursprünglichen entstehen, so ist der Biegungswiderstand jedes derselben  $= \left(\frac{a}{2}\right)^2$ , der Biegungswiderstand beider zusammen  $2 \left(\frac{a}{2}\right)^2 = \frac{1}{2} a^2$ . D. h. „mit der Dicke der Lederhaut würde der Biegungswiderstand quadratisch wachsen, wenn sie nicht in einzelne flächenhaft verschiebbliche Lamellen zerlegt wäre. So stellt er nur die Summe der geringen Biegungswiderstände der relativ dünnen Einzellamellen dar.“

Gegen die Epidermis und den unteren Abschluss der Kutis hin werden die Einzelschichten der Lederhaut beim Stör ausserordentlich dünn und offenbar sehr fest, wohl wesentlich durch die aufsteigenden Faserbündel, miteinander vereinigt. Das erklärt Gebhardt folgendermassen. Die äussere und innere Oberfläche der Lederhaut sind die Stellen des unmittelbaren Angriffes aller sie treffenden mechanischen Beanspruchungen. Derartiger Mannigfaltigkeit der Beanspruchung zu begegnen, gibt es nur das Mittel eines möglichst dichten Baues ohne wesentliche dimensionale Spezialisierung, d. h. also dichte Verfilzung bei faserigen Bauelementen; daraus resultiert hier der in kleineren Intervallen erfolgende Richtungswechsel der Bindegewebsbündel um  $90^\circ$  und daraus die nach der Tiefe erst zu-, dann wieder abnehmende Dicke der Lederhautlamellen.

Dass die Hauptmasse der Fasern in der Lederhaut tangential zur Körperoberfläche liegt, ergibt sich nach Gebhardt zunächst aus der gegenseitigen Spannung von Haut und Inhalt, bei der tangential gerichtete Fasern in ihrer Zugrichtung beansprucht werden; ferner daraus, dass drückende Beanspruchung der Oberfläche die Fasern senkrecht zu ihrer Längsachse, also in der gegen Druck am widerstandsfähigsten Dimension, trifft, während reibende Beanspruchung in Form der der Oberfläche parallelen Zugkomponente wiederum die



Zugfestigkeit der Fasern in ihrer Längsrichtung in Anspruch nimmt.

Die Entstehung des regelmässigen Faserrichtungswechsels um  $90^\circ$  möchte Gebhardt (1914) auf dieselben Ursachen zurückführen wie die entsprechenden Verhältnisse in den Haversschen Lamellen des Knochens. Jede fertige Lamelle dient als Anlagerungsbasis für die nächste. Eine einmal gebildete Lamelle mit einheitlicher Faserrichtung besitzt dimensional verschiedene Elastizitätseigenschaften: sehr wenig dehnbar in der Faserrichtung, überaus elastisch quer zur Faserrichtung. Bei allen möglichen Insulten schwingt sie also mit grösstem Ausschlag quer zur Faserrichtung. Die neu gebildeten Fasern der nächsten Lage werden sich nun bestreben, sich in die Hauptschwingungsrichtung einzustellen, und so kommt es zur Faserkreuzung benachbarter Lagen (Gebhardt 1906, S. 311—315). Der schwierige Punkt der Bestimmung der Lamellendicke, bevor die Umsteuerung der Faserrichtung eintritt, erscheint beim Stör durch besondere mechanische Verhältnisse gegeben.

Die diagonale Richtung des Faserverlaufs zur Längsachse des Fisches ist nach Gebhardt (1914) von vornherein die wahrscheinlichste Richtung für die Oberflächenbedeckung eines im Sinne der Schwimmbewegungen sich stark deformierenden Körpers.

Fassen wir Gebhardts Ergebnisse der mechanischen Analyse der Lederhaut vom Stör nochmals kurz zusammen: 1. Die Geschmeidigkeit der Haut beruht auf ihrer Zusammensetzung aus zahlreichen dünnen Lamellen von geringer Biegezugfestigkeit, die sich bei Deformationen flächenhaft gegeneinander verschieben können, was durch die spärliche Ausbildung senkrecht aufsteigender Bündel begünstigt wird; 2. die Anordnung der kollagenen Fibrillen tangential zur Körperoberfläche ist am geeignetsten im Hinblick auf die Beanspruchung der Haut durch Spannung, Druck und Reibung; 3. der diagonale Faserverlauf in den einzelnen Schichten gewährt den besten Zusammenhalt mit Rücksicht auf die Schwimmbewegungen; 4. die Entstehung der wechselseitigen Kreuzung der Faserung benachbarter Schichten kann entwicklungsgeschichtlich plausibel gemacht werden; sie erleichtert das Gleiten der Lamellen übereinander; 5. die Abnahme der Schichtendicke gegen die Epidermis und die Unterseite der

Kutis hin erklärt Gebhardt aus der maximalen und vielseitigen Beanspruchung dieser Partien der Kutis, die ein möglichst dichtes Gefüge des Gewebes verlangt.

Die Ergebnisse 1—4 lassen sich allgemein auf die Haut der Reptilien übertragen, soweit sie den kreuzschichtigen Bau aufweist, wie es bei Eidechsen, Schlangen, Krokodilen regelmässig der Fall ist. Allerdings ist hier die Dicke der Haut wohl selten so beträchtlich wie beim Stör und ihre Geschmeidigkeit daher nicht so erstaunlich; aber der tangential-diagonale Faserverlauf (hinsichtlich des diagonalen Verlaufs beachte man Schlangelbewegungen der genannten Reptilien, die an Stelle der Schwimmbewegungen beim Stör in Frage kommen), und die kreuzschichtige Anordnung der Fasern finden auch hier unter den oben erwähnten Verhältnissen ihre Erklärung. Eine Abnahme der Schichtendicke der einzelnen Lagen der Kutis lässt sich in der Regel bei den Reptilien nur zur Epidermis hin feststellen, während die Kutis gegen die Subkutis hin unvermittelt mit derben Fasern abschliesst, und jedenfalls kann man für den oberen feinschichtigen Teil der Kutis (Subepidermis) nicht behaupten, dass er besonders fest gebaut sei, wie denn schon Leydig in der Lederhaut der Reptilien und Amphibien eine mittlere, aus einer Anzahl derber wagerechter Lagen bestehende Grundmasse und die beiden jenen nach oben und unten abschliessenden lockeren Grenzschichten (Subepidermis, Subkutis) unterschied. Sonderbarer Weise findet sich nun bei *Emyda* ein ähnliches Verhalten der kreuzschichtigen Lagen wie beim Stör nach Gebhardt, insofern jede einzelne Bündellage zur Epidermis und zur Filzschicht hin sich allmählich verjüngt, worauf ja früher schon nachdrücklich hingewiesen wurde. Aber es soll bereits hier betont werden, dass der streng geregelte Verlauf der Bündel, also ihre dimensionale Anordnung, bis zur Epidermis reicht und, dass die der Epidermis benachbarten oberen Teile der Bündelschicht keineswegs fester, sondern lockerer gebaut sind als die tieferen Lagen (vgl. Fig. 7, Taf. XIII). Die unteren verjüngten Anteile der einzelnen Bündellagen zeigen dagegen keine Auflockerung. Auf diese Eigentümlichkeiten wird später noch genauer eingegangen werden.

Ehe wir in die Betrachtung der funktionellen Bedeutung der Einzelheiten der Panzerhaut von *Emyda* eintreten, sollen ein paar Worte über die allgemeinen mechanischen Eigen-

schaften der Filz- und Bündelschicht vorausgeschickt werden, soweit das nach Beobachtungen an fixiertem Material möglich ist. Schneidet man aus der Filzschicht ein würfelförmiges Stück heraus, wobei die Richtung der Flächen in bezug auf die Schale als Ganzes beliebig gewählt werden kann, so lässt es sich von allen Seiten her gleichmässig und ergiebig zusammendrücken. Dabei verbreitert es sich in der Richtung senkrecht zur wirkenden Kraft etwas, und es tritt eine geringe Menge Flüssigkeit (Alkohol) aus. Beim Aufheben des Druckes werden selbst starke Deformationen vollkommen ausgeglichen, wenn man nur dafür Sorge trägt, dass das Stückchen nicht austrocknet, am besten also den Druck unter Alkohol ausübt. Versucht man ein Stückchen der Filzschicht zu zerren, was an einem viereckig-prismatischen bequem auszuführen ist, so findet man, dass eine nur sehr geringfügige, von einer entsprechenden Gestaltsänderung begleitete Verlängerung eintritt. Nach diesen Versuchen zu schliessen, sind die wesentlichen mechanischen Eigenschaften der Filzschicht geringe Widerstandsfähigkeit gegen Druck, hohe Zugfestigkeit und das Vermögen, erlittene Deformationen auszugleichen. Möglich, dass am lebendfrischen Material die Widerstandsfähigkeit gegen Druck etwas grösser ist als am fixierten; denn die gallertige Kittmasse, welche die Lücken im Filzwerk der Bindegewebsfasern erfüllt, dürfte sich schwerer verlagern als der dünnflüssige Alkohol, der grossenteils nunmehr an ihre Stelle getreten ist. Und dabei ist ja auch zu berücksichtigen, dass einem Austreten von Flüssigkeit aus der Filzschicht bei ihrem normalen Zusammenhang mit der Haut nach oben durch die Bündellage, nach unten durch die Grenzschicht der Ausweg versperrt ist.

Anders verhält sich die Bündellage. Neben ausserordentlicher Zugfestigkeit (lederartiger Zähigkeit) besitzt sie auch eine erhebliche Widerstandsfähigkeit gegen Druck. Presst man ein Stückchen der Panzerhaut von seinen natürlichen Oberflächen her kräftig zwischen zwei Objektträgern zusammen<sup>1)</sup>, so lässt sich die Filzschicht auf die Hälfte ihrer normalen Dicke, die Bündellage dagegen nur um weniger als ein Viertel zusammendrücken. Auch in der dazu senkrechten Ebene widersteht die Bündellage

<sup>1)</sup> Am einfachsten unter dem Binokularmikroskop zu beobachten nur für Messungen bietet das gewöhnliche Mikroskop Vorteile.

viel grösserem Druck als die Filzschicht; denn während die letzte bedeutend an Dicke zunimmt, lässt sich die erste nicht entsprechend zusammenschieben, sondern legt sich bald in Falten, um der weitergehenden Deformation jener nachkommen zu können. Dass auch der Zusammenhalt der einzelnen Fasern in der Bündelschicht ein viel festerer ist als in der Filzschicht, verspürt man leicht aus dem erheblich grösseren Widerstand beim Einstechen von Nadeln.

Wie erklären sich diese verschiedenen Eigenschaften von Bündelschicht und Filzschicht aus ihrem Bau? Nach den früher geschilderten Befunden besteht die Filzschicht aus welligen, nach allen Richtungen sich regellos durchflechtenden Bindegewebsfasern. Die reichliche Anwesenheit der Kittmasse zwischen den kollagenen Bündeln lässt es begreifen, dass trotz der bei dickeren Schnitten und unter schwächeren Vergrösserungen scheinbar grossen Dichte dieses Filzes die einzelnen Fasern ihre Verschiebbarkeit gegeneinander nicht ganz aufgegeben haben. Wirkt ein Zug auf die Filzschicht, so werden die annähernd in seine Richtung fallenden Fasern gestreckt, gehen aus welligem in gradlinigen Verlauf über. Daraus erklärt sich die Dehnbarkeit eines aus der Filzschicht geschnittenen Stückchens grösstenteils; denn bei weiterer Dehnung muss die bekanntlich ausserordentlich geringe Dehnbarkeit der kollagenen Fasern selbst in Anspruch genommen werden. Die Verfilzung der Fasern ist aber so innig, als dass der Filz sich unter der Wirkung des Zuges in seine Bestandteile auflöste. Lässt der Zug nach, so werden sich die entstandenen Spannungen ausgleichen und das Hautstückchen wieder seine ursprüngliche Form annehmen. Dass ein regelloser Filz von Bindegewebsfasern keinen erheblichen Druckkräften standhalten kann, so lange seine Fasern noch eine gewisse Verschiebungsmöglichkeit besitzen, ist selbstverständlich. Die Bewegungsfreiheit der Fasern gegeneinander ist aber nicht gross genug, als dass sie während einer kurz dauernden Deformation eine neue Anordnung einnehmen könnten, welche die Spannungen ausgleiche, die nunmehr senkrecht zur Richtung des Druckes entstanden sind. Daher kehrt nach dem Aufhören des Druckes das Hautstückchen wieder zur Ausgangsform zurück.

Die Bündelschicht unterscheidet sich von der Filzschicht

hinsichtlich der hier ins Auge gefassten Besonderheiten nach zwei Richtungen hin: ihre Bindegewebsbündel verlaufen fast geradlinig und die Verschiebbarkeit derselben ist fast aufgehoben. Schon aus dem ersten Grunde wird sie sich bei Zugbeanspruchung viel weniger dehnbar erweisen als jene, indem eine Verlängerung nur auf Kosten der Dehnbarkeit der kollagenen Bündel selbst möglich ist.

Die Beseitigung der Verschiebbarkeit der Bündel gegen einander erfolgt zunächst dadurch, dass ihre Verwebung ungemein dicht ist. Das äussert sich nicht nur in der minimalen Menge von Kittmasse, die zwischen ihnen nachweisbar ist, sondern auch in ihrer Form: die bandartige Abflachung der Bündel der „horizontalen“ Lagen und der zwischen ihnen hindurch tretenden aufsteigenden Fasern muss doch als unmittelbarer Ausdruck ihrer gegenseitigen Pressung gelten. Ferner aber ist in den einzelnen Lagen der Bündelschicht die Möglichkeit des Aneinandervorbeigleitens benachbarter Bündel durch ihre zahllosen Anastomosen völlig aufgehoben; dieser Tatbestand rechtfertigt die schon oben angewandte Bezeichnung „Bindegewebsplatten mit schlitzförmigen Spalten in der Faserungsrichtung“: Deformationen derartiger parallel-faseriger, geschlitzter Platten durch Kräfte, die in ihrer Ebene angreifen, werden in der Faserrichtung durch die Zugfestigkeit des Materials gehemmt und sind daher im vorliegenden Fall sehr geringfügig. Einem Zug in der Richtung senkrecht zur Faserung widerstrebt dagegen nur die geringe Biegezugfestigkeit der Fasern und eine Formänderung der Platte erfolgt, indem die Schlitzte sich verbreitern. Dadurch aber, dass in der Bündelschicht mehrere dieser geschlitzten Platten mit rechtwinklig gekreuztem Fasernverlauf innig miteinander vereint sind (s. u.), wird eine derartige Deformation der Bündelschicht im ganzen unmöglich.

Wie die Verschiebbarkeit der Bündel ein und derselben Lage durch ihre zahllosen Anastomosen aufgehoben ist, so wird die Gesamtheit der Lagen durch die aufsteigenden Fasern zu einem Ganzen vereinigt und damit scheuerenden Kräften Widerstand geboten. Zwar möchte der senkrechte Verlauf dieser Elemente zunächst recht ungeeignet erscheinen, den verlangten Zweck zu erfüllen; denn wie Gebhardt (s. o.)



zutreffend ausgeführt hat, würde eine Verschiebbarkeit benachbarter Lagen weit gründlicher durch solche Bündel aufgehoben, die spitzwinklig benachbarte Lamellen miteinander verknüpften. Aber durch die beschriebene „Umbündlung“ wird auch bei senkrecht aufsteigenden Fasern ein Übereinandergleiten benachbarter Lagen verhindert, indem die Punkte der Umbündlung wie Knoten wirken, die benachbarte aufsteigende Fasern mit einander verbinden und so weder ein Abheben noch ein Gleiten der horizontalen Lagen gegeneinander erlauben. Im gleichen Sinne wirkt auch die grosse Zahl der senkrecht aufsteigenden Bündel.

Im Gegensatz zu Gebhardts Befunden beim Stör (s. o.) findet in der Bündelschicht von *Emyda* zur Epidermis hin zwar eine Abnahme der Lamellendicke, aber keine Festigung, sondern eine Auflockerung des Gefüges statt. Dieses Verhalten scheint mir ein Ablösen der Epidermis von ihrer Unterlage durch scheerende Kräfte zu erschweren. Ruhte das Stratum Malpighii einer vollkommen starren obersten Lage der Lederhaut auf, dann würden in der Epidermis-Kutisgrenze zwei Schichten von sehr verschiedener Konsistenz einander unmittelbar berühren und damit wäre eine scharf definierte Ebene geschaffen, in der bei scheerender Beanspruchung der Haut leicht Kontinuitätstrennung aufträte. Dadurch aber, dass die aufgelockerten obersten Schichten der Bündellage schrittweise zu dem festen Gefüge ihrer tieferen Abschnitte überleiten, wird diese Gefahr vermindert.

Neben der Verknüpfung der Bündellagen besteht die Aufgabe der senkrecht aufsteigenden Fasern in der Befestigung der Epidermis auf ihrer Unterlage. Wie das im einzelnen geschieht, ist im Abschnitt über die Epidermis-Kutisverbindung erläutert. Hier sei nur noch darauf hingewiesen, dass wir wohl annehmen können, dass die an die Epidermis ansetzenden aufsteigenden Fasern sich in einer gewissen Zugspannung befinden; denn so allein wird es verständlich, dass die — von dem Zug in erster Linie betroffenen — Zellen der basalen Epidermisschicht, die in ihrer unmittelbaren Fortsetzung liegen, eine stärkere Ausbildung der Tonofibrillen zeigen, zu Ansatzzellen werden. Nach allgemeiner Anschauung sind es Wachstumsspannungen innerhalb der Epidermis, welche die Ausbildung der Tonofibrillen hervorrufen. Dass aber auch von der Kutis ausgehende Zugkräfte in gleichem Sinne wirken,

wird am trefflichsten belegt durch das Auftreten von Bündeln von Plasmafasern in denjenigen basalen Zellen der Froschepidermis, an welchen glatte Muskelzellen ansetzen (vgl. W. J. Schmidt, 1918, 1919, 1920).

Schliesslich vermitteln die aufsteigenden Fasern wenigstens zum Teil die Verbindung von Bündelschicht und Filzschicht, indem sie in die letzte ausstrahlen und sich mit ihrem Maschenwerk verweben.

Die dichte Lagerung der einzelnen Bündel in der Bündelschicht, ihre zahlreichen Anastomosen, die Kreuzung benachbarter Lamellen, die grosse Zahl der aufsteigenden Fasern und die Art ihrer Umbündlung, alles zielt darauf hin, jegliche Verschiebbarkeit der Bauelemente gegeneinander aufzuheben. So stellt den die Bündelschicht von *Emyda* gerade das Gegenteil der durch Gebhardt beschriebenen Haut vom Stör dar. Schneidet man aus der Haut eines niederen Wirbeltieres mit typisch kreuzschichtigem Bau und diagonalem Faserverlauf ein viereckiges Stück aus, dessen Seiten der Quer- und Längsrichtung des Körpers parallel gehen, und übt nun einen Zug in der Längsrichtung aus, so wird das Stück länger, wobei der Kreuzungswinkel benachbarter Schichten kleiner wird, indem die Faserrichtung nach Möglichkeit sich in die Beanspruchungsrichtung einstellt; bei Zug in der Querrichtung werden die Stücke breiter, indem der Kreuzungswinkel sich vergrössert. Dicken Häuten kommt neben dieser Deformationsmöglichkeit noch die gleitende Verschiebung übereinander gelegener Lamellen in merklicher Weise zu (vgl. oben Gebhardt). Weder das eine noch das andere ist bei einem ausgeschnittenen Stückchen der Bündelschicht von *Emyda* möglich. So wurde bei *Emyda* mit verhältnismässig geringen Modifikationen einer alt überkommenen Struktur ein Gewebe von ganz anderen mechanischen Eigenschaften geschaffen.

Dadurch, dass ein Ausweichen der Fasern unmöglich geworden ist, besitzt die Bündelschicht eine erhebliche Druckfestigkeit. Wirkt der Druck senkrecht zur Fläche der Haut, so wird die Mehrzahl der Fasern senkrecht zu ihrer Längsrichtung beansprucht, also in der Dimension, in welcher ihre Druckfestigkeit am grössten ist, und die horizontalen Lagen im ganzen werden nur um so mehr zusammengepresst; scheerende Kräfte bleiben

wirkungslos, da sie nicht die einzelnen Lagen übereinander zu verschieben vermögen; Druck parallel der Hautfläche würde in Richtung der Faserung ohne kreuzschichtige Anordnung erhebliche Deformation hervorrufen können; infolge derselben aber kommt er nicht zur Geltung; denn senkrecht zur Faserung ausgeübter Druck festigt nur den Zusammenhalt einer geschlitzten Platte.

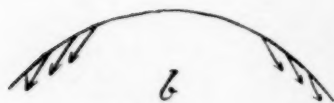
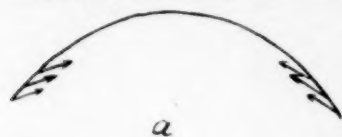
Nachdem die vorstehenden Erörterungen Aufschluss über die mechanischen Eigenschaften der beiden Schichten der Panzerhaut gebracht haben, können wir nunmehr auf den Bau der Haut mit Rücksicht auf die Schale als Ganzes eingehen.

Dass die widerstandsfähigere Bündelschicht die Aussen- und die Filzschicht die Innenlage der Schale liefert, erscheint auch abgesehen von der durch die Phylogenie gegebenen Anordnung dieser beiden Schichten (Bündellage = Modifikation der Kutis, Filzschicht = Ersatz der tiefer gelegenen, rückgebildeten Muskulatur) insofern zweckmässig, als dadurch vor Schädigungen mittels scharfer oder stumpfer Gewalt besser Schutz geboten wird; das letzte insbesondere, weil die Bündellage ja keineswegs aus sprödem Material besteht. Ferner ist aber auch zu berücksichtigen, dass Rücken- und Bauchschale infolge ihrer Wölbung bis zu einem gewissen Grad gebogene Platten darstellen, deren konvexe Seite das Maximum der Beanspruchung erleidet, weshalb hier die grösste Festigkeit der Struktur bestehen muss.

Die auffälligste Eigentümlichkeit der Panzerhaut von *Emyda* ist wohl die schräge Orientierung der einzelnen Lamellen der Bündelschicht in bezug auf die Schalenoberfläche. Sie scheint mir die Bedeutung zu haben, die Wölbung von Rücken- und Bauchschale zu erhalten, bezw. ihrer Abflachung Widerstand zu leisten. Ist diese Annahme richtig, dann wäre die Schrägstellung der Lamellen für die aus der Kuppelform der Schale resultierende hohe Druckfestigkeit von wesentlicher Bedeutung, soweit der unverknöcherte Randteil in Frage kommt.

Wie früher berichtet, sind die Lagen der Bündelschicht in bezug auf die ganze Schale so orientiert, dass ihre inneren Enden zur Wölbung der Schale, ihre äusseren dagegen zur Peripherie der Schale hinweisen (vgl. Textfig. D, S. 205). Denkt man sich nun in der beschriebenen Richtung und zwar nach dem

Schaleninnern hin einen Zug ausgeübt, so wird er offenbar die Wölbung der Schale erhöhen, wie ein Blick auf Textfig. Ha ohne weiteres erkennen lässt. Nun geht zwar von den Lagen der



Textfig. H.

Schema zur Erläuterung der funktionellen Bedeutung der schrägen Orientierung der Bündellagen.

Bündelschicht kein aktiver Zug aus, aber wenn von aussen her auf die Schale ein Druck wirkt, der sie abflachen würde, dann widersetzen sich die schräg gestellten Lagen diesem Bestreben. Dass die schräge Orientierung der Bündellagen, so wie sie in der Schale vorliegt, einen derartigen Effekt hervorrufen muss, wird vor allem klar, wenn man sich einmal vorstellt, dass die Neigung der Schichten (bei im übrigen gleichen Winkel zur Oberfläche) eine ent-

gegengesetzte wäre (Textfig. Hb). Unter solchen Umständen würden sie durch einen Aussendruck nicht in Spannung versetzt und wären daher unfähig, ihm zu widerstehen. Im Schema, Textfig. Ha u. b, ist der Neigungswinkel der Lamellen der Bündelschicht gegen die Schalenoberfläche grösser angenommen als in Wirklichkeit. Seine Grösse ist selbstverständlich nicht ohne Einfluss auf die quantitative Leistung eines solchen Systems; hier kam es aber nur darauf an, eine Vorstellung von der Art seiner Funktion zu gewinnen.

In diesem Zusammenhange müssen wir auch nochmals der Filzschicht gedenken; nimmt sie doch die inneren Enden der Lamellen der Bündellage in sich auf und dient so ihrer Verankerung. Denkt man sich die schrägen Lamellen nach dem Innenraum der Schale bis zu ihrem Schnittpunkt weiter fortgesetzt, so würde ein Fasersystem entstehen, das sich funktionell einigermaßen den Verstrebungen vergleichen liesse, die das Innere einer Kuppel durchsetzen und durch wesentlich radiale Zugwirkungen ihre Festigkeit erhöhen. Wird ein solches System nicht vollkommen, sondern nur auf seiner Peripherie ausgeführt, so muss für eine sichere Verankerung der zentralwärts weisenden Enden desselben gesorgt werden. Diesen Dienst leistet wohl für die Lamellen der Bündelschicht die Filzlage.

Ich halte es auch nicht für ausgeschlossen, dass die schräge Orientierung der Lamellen für die Bewegung der Klappen des Bauchschildes (s. Einleitung und vgl. Textfig. D) eine Rolle spielt und wenigstens zum Teil einen automatischen Ablauf dieses Vorganges bewirkt, indem ein Öffnen dieser Klappen durch Ausstrecken der Hinterbeine einer aktiven Verminderung der Wölbung des Bauchschildes gleichkommt, die sich beim Schliessen von selbst wieder ausgleicht.

Dass die Faserung der kreuzschichtigen Lagen in der Diagonalrichtung der Schale verläuft, wird wohl an erster Stelle auf die Vererbung einer gegebenen Struktur bzw. auf entwicklungsmechanische Momente zurückzuführen sein. Denn ich stimme Gebhardt (s. o.) darin vollkommen zu, dass dieses Verhalten mit den Deformationen des Körpers bei (Schwimm- und Schlängel)bewegungen in Zusammenhang zu bringen ist und dass unter solchen Umständen eine derartige Anordnung der Fasern für die Oberflächenbedeckung als günstigste erscheint. Man stelle sich nur einmal vor, die Faserrichtung in den gekreuzten Lagen verlief zirkulär und längs. Dann würden bei Schlängelbewegungen an den konvex geformten Krümmungen des Körpers die längsziehenden Fasern der notwendigen Dehnung der Haut widerstreben, die zirkulären dagegen auseinander zu weichen trachten. Bei zur Körperachse diagonalen Faserrichtung dagegen wird unter den gleichen Umständen durch Veränderung des Kreuzungswinkels der Schichten (s. o.) die nötige Dehnung der Haut erzielt, ohne dass das Bestreben einer Kontinuitätstrennung in einer der Kreuzungsrichtungen entstände. Die grundsätzliche Richtigkeit dieser Überlegungen findet auch wohl darin eine Stütze, dass der kreuzschichtige Bau der Lederhaut nur den niederen Wirbeltieren zukommt, bei denen starke Achsenbiegungen des Rumpfes für die Fortbewegung eine Rolle spielen; mit dem Fehlen solcher Bewegungen bei Vögeln und Säugern sehen wir auch den kreuzschichtigen Bau der Haut schwinden. Da nun aber die Schale von *Emyda* ein starres Gebilde darstellt, lässt sich vom Boden der vorstehenden Überlegungen aus keine funktionelle Erklärung für den Faserverlauf der kreuzschichtigen Lagen in der Diagonalrichtung des Körpers geben.

Die bisherigen Erörterungen waren wesentlich der Bündelschicht gewidmet, wenngleich wir an einzelnen Stellen schon auf



die Filzschicht zurückgreifen mussten, in der wir die Verankerungsstelle der aufsteigenden Fasern und auch der schräg orientierten Lagen der Bündelschicht erblickten. Der im wesentlichen einheitliche Bau der Filzschicht bietet auch nur wenige Anhaltspunkte zu ins einzelne gehenden Erwägungen über ihre funktionellen Leistungen. Die Grenzschicht, die dichtere Lage an ihrer Innenseite, hat offenbar die Bedeutung, den von innen her die Schale treffenden mechanischen Beanspruchungen Widerstand zu leisten; sie stellt somit ein gewisses Analogon zur Bündellage dar, der sie ja auch im Bau ähnelt. Da normalerweise die Beanspruchung der inneren Schalenfläche viel weniger intensiv ist als jene der äusseren, so kann hier schon eine verhältnismässig dünnere Lage den gewünschten Dienst tun.

Berücksichtigt man die früher auseinandergesetzte geringe Druckfestigkeit der Filzschicht, so kann ihr an sich als Skelettmaterial gegenüber der Bündellage nur untergeordnete Bedeutung zugesprochen werden. Sie stellt ein zähes Füllmaterial dar, das die beiden festeren, äusseren und inneren Schichten (Bündel- und Grenzschicht) zu einem Ganzen verknüpft und durch seine Elastizität sehr geeignet erscheint, lokale Insulte, welche die Schale von aussen treffen, aufzunehmen, zu dämpfen und unschädlich zu machen. Dabei ist nicht zu vergessen, dass dieses Füllmaterial durch seine Einlagerung zwischen festen Schichten, die der in ihm reichlich vorhandenen, halbflüssigen inkompressiblen, interfibrillären Kittmasse den Ausweg versperren, selbst an Festigkeit gewinnt und damit die Leistungsfähigkeit der Schalenhaut als Ganzes steigert.

### Literaturverzeichnis.

1. Biedermann, W., 1914: Physiologie der Stütz- und Skelettsubstanzen, in: Handb. vgl. Physiol., herausg. v. Winterstein. III. Bd., I, 1. Jena.
2. Bienz, A., 1895: *Dermatemys Mavii* Gray. Inaug.-Diss. Philos. Fak. Basel (auch in *Revue Suisse de Zoologie*, vol. III, p. 61).
3. Ficalbi, E., 1889: Osservazioni sulla istologia della pelle dei rettili cheloniani, in: *Atti della R. Accademia dei Fisiocritici*, Serie IV, vol. I.
4. Gebhardt, C., 1906: Über funktionell wichtige Anordnungsweisen der feineren und gröberen Bauelemente des Wirbeltierknochens. II. Spezieller Teil. 1. Der Bau der Haversschen Lamellensysteme und seine funktionelle Bedeutung, in: *Arch. f. Entwicklungsmech.*, Bd. 20, S. 187.

5. Derselbe, 1914: Einige mechanisch interessante Bindegewebsstrukturen, in: 28. Verh. Anat. Ges.
6. Goette, A., 1899: Über die Entwicklung des knöchernen Rückenschildes (Carapax) der Schildkröten, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXVI, S. 407.
7. Hertwig, O., 1874: Über Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier, in: Jen. Zeitschr. N. F., Bd. 1, S. 331.
8. Hoffmann, C. R., 1878: Beiträge zur vergl. Anatomie der Wirbeltiere, in: Niederl. Arch. f. Zool., Bd. IV, 2. u. 3. Heft.
9. Derselbe, 1890: Reptilien, in: Bronns Klassen und Ordn. des Tierreichs., VI. Bd., III. Abt., I. Schildkröten.
10. Krauss, F., 1906: Der Zusammenhang zwischen Epidermis und Kutis bei Sauriern und Krokodilen, in: Arch. f. mikr. Anat., Bd. 67, S. 319.
11. Lwoff, 1885: Beiträge zur Histologie der Haut der Reptilien, in: Bull. de la société des naturalistes de Moscou, année 1884, p. 313.
12. Rathke, H., 1848: Über die Entwicklung der Schildkröten. Braunschweig.
13. Roux, W., 1895: Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen. I. Bd. Leipzig.
14. Schmidt, W. J., 1910: Das Integument von *Voeltzkowia mira* Bttgr., in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XCIV, S. 611.
15. Derselbe, 1912: Studien am Integument der Reptilien. I. ebendort, Bd. CI, S. 139.
16. Derselbe, 1913: Dasselbe IV, in: Zool. Jahrb., Bd. 36, Abt. f. Anat., S. 377.
17. Derselbe, 1914: Dasselbe V, ebendort, Bd. 38, Abt. f. Anat., S. 1.
18. Derselbe, 1917: Die Chromatophoren der Reptilienhaut, in: Arch. f. mikr. Anat., Bd. 90, Abt. I., S. 98.
19. Derselbe, 1918: Über die Beziehungen der glatten Muskelzellen in der Haut vom Laubfrosch zum Epithel, in: Anat. Anz., Bd. 51, S. 289.
20. Derselbe, 1919: Sind die Muskelzellen in den perforierenden Bündeln der Haut bei *Rana* ektodermalen Ursprungs?, ebendort, Bd. 52, S. 115.
21. Derselbe, 1920: Die Ontogenie der glatten Muskelzellen in der Froschhaut, ein Beispiel für die Differenzierung der Epidermis durch Muskelzug, in: Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. XVIII, S. 317.
22. Derselbe, 1920: Über Schuppenrudimente und Hautsinnesorgane bei *Emyda granosa*, in: Zool. Anz., Bd. LII, S. 11.
23. Derselbe: Über den Nachweis der Epidermis-Tonofibrillen (bei *Emyda*) in polarisiertem Licht, erscheint im Arch. f. Zellforschung, Bd. XVI.
24. Versluys, J., 1914: Über die Phylogenie des Panzers der Schildkröten und über die Verwandtschaft der Lederschildkröte (*Dermochelys coriacea*), in: Palaeontolog. Zeitschr., Bd. I, S. 321.

**Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIII und XIV.****Tafel XIII.****Faserverlauf in der Lederhaut.**

Alle Abbildungen sind nach meist ungefärbten und dann bei engen Beleuchtungskegeln beobachteten Schnitten durch die unverknöcherte Haut der Schale von einer 13,5 cm langen *Emyda granosa* unter Benutzung des Abbeschen Zeichenapparates hergestellt (Entfernung der Zeichenfläche von der Austrittspupille des Mikroskops = 250 mm).

Für alle Figuren gilt: B = Bündelschicht

E = Epidermis

F = Filzschicht

G = Grenzschicht

L = längsgetroffene Bündel

Q = quergetroffene Bündel.

S = senkrecht aufsteigende Fasern

Fig. 1. Diagonaler Querschnitt der Rückenhaut: Bündelschicht und angrenzender Teil der Filzschicht. In den tieferen Lagen der Epidermis kleine Melanophoren; in dem anstossenden lockeren Teil der Bündelschicht stärkere Anhäufung der kutanen Melanophoren; zwischen ihnen, dicht unter der Epidermis, die schwach ausgebildete Lage der Guanophoren. Die Lagen der Bündelschicht abwechselnd quer und längs getroffen. Ungefärbter Schnitt. Zeiss' Apochromat 16 mm und Komp.-Okular 4. Vergr. 62:1.

Fig. 2. Diagonaler Querschnitt der Bauchhaut: Bündelschicht und angrenzender Teil der Filzschicht: Unter der Epidermis die kräftig entwickelte Guaninlage. Die Lagen der Bündelschicht steigen deutlich von links nach rechts an; die unterste (längsgetroffene) Lage läuft sich verschmälernd nach links hin aus; die oberste (unmittelbar unter der Guaninschicht gelegene) endigt sich verjüngend nach rechts hin. Im übrigen vgl. Fig. 1. Ungefärbter Schnitt. Optik wie in Fig. 1. Vergr. 62:1.

Fig. 3. Diagonaler Querschnitt durch den oberen Teil der Bündelschicht (Bauchhaut, Guanin durch Behandeln mit Ammoniakwasser entfernt). Man beachte die lockere Lage der längs- und quergetroffenen Bündel nahe der Epidermis (in dieser Zone sind auch Querschnitte von Gefässen V sichtbar), ferner das Verhalten der aufsteigenden Fasern und ihre Beziehung zur Epidermis. Ungefärbter Schnitt (die Kerne sind nach Lage, Häufigkeit und Form unter Zugrundelegen gefärbter Präparate schwarz schematisch eingetragen). Zeiss' Apochromat 8 mm und Komp.-Okular 8. Vergr. 250:1.

- Fig. 4. Diagonaler Querschnitt durch den mittleren Teil der Bündelschicht (Rückenhaut): System der senkrecht aufsteigenden Fasern und sein Verhalten in der Höhe quer („Kantenansicht“) und längs getroffener Bündellagen („Flächenansicht“, „Umbündlung“). Technik und Optik wie in Fig. 3. Vergr. 250:1.
- Fig. 5. Diagonaler Querschnitt durch die unterste Lage der Bündelschicht und den angrenzenden Teil der Filzschicht (Bauchhaut): Ausstrahlen der senkrecht aufsteigenden Fasern in die Filzschicht. Technik und Optik wie in Fig. 3. Vergr. 250:1.
- Fig. 6. Diagonaler Querschnitt durch die Grenzschicht der Rückenhaut. Ungefärbter Schnitt. Zeiss' Apochromat 16 mm und Komp.-Okular 4. Vergr. 62:1.
- Fig. 7. Horizontalschnitt durch die Bündellage nahe der Epidermis (Bauchhaut). Zwei sich rechtwinklig kreuzende Lagen der Bündelschicht sind im Schnitt enthalten; innerhalb jeder Lage gabeln die Bündel sich und verschmelzen miteinander; die senkrecht aufsteigenden Fasern (von rundlichem Durchschnitt) sind quergetroffen. Schnittdicke 15  $\mu$ , Färbung Eisenhämatoxylin und Säurefuchsin; Zeiss' Apochromat 8 mm und Komp.-Okular 8. Vergr. 250:1.
- Fig. 8. Horizontalschnitt durch den mittleren Teil der Bündelschicht (Rückenhaut). Nur eine Lage von Bündeln ist im Schnitt enthalten, die sich vielfach gabeln und verschmelzen. Die dicht aneinander stehenden, senkrecht aufsteigenden Fasern erscheinen (bandartig abgeplattet) quer getroffen in den Spalten zwischen den Bündeln. Ungefärbter Schnitt. Optik wie in Fig. 7. Vergr. 250:1.
- Fig. 9. Horizontalschnitt durch den untersten Teil der Bündelschicht und den angrenzenden der Filzschicht. Links zwei sich kreuzende Lagen der Bündelschicht im Schnitt enthalten, deren eine nach rechts in die Filzschicht ausstrahlt; in diesem äussersten Teil der Filzschicht mehrfach Gefässe (V) und Nerven (N) getroffen. Ungefärbter Schnitt. Zeiss' Apochromat 16 mm und Komp.-Okular 4. Vergr. 62:1.
- Fig. 10. Orthogonaler Querschnitt durch den mittleren Teil der Bündelschicht (Bauchhaut): Alle Bündellagen sind schräg getroffen; man beachte das Verhalten der senkrecht aufsteigenden Fasern. Schnittdicke 15  $\mu$ , Färbung Eisenhämatoxylin und Säurefuchsin; Zeiss' Apochromat 8 mm und Komp.-Okular 8. Vergr. 250:1.

#### Tafel XIV.

##### Epidermis und Epidermis-Kutisverbindung.

Alle Abbildungen sind unter Benutzung des Abbeschen Zeichenapparates hergestellt. (Entfernung der Zeichenfläche von der Austrittspupille des Mikroskops = 250 mm.) Die Präparate stammen, sofern nichts anderes angegeben, von der Panzerhaut einer 13,5 cm langen *Emyda granosa*.

- Fig. 11. Querschnitt durch die Epidermis des Bauchschildes. Hornschicht fein horizontal gestreift; in der basalen Zellschicht des Stratum Malpighii die schlanken dunkler erscheinenden Kerne der Ansatzzellen kenntlich; am Unterrand der Epidermis als schmale dunkle Zone das basiepitheliale Netz sichtbar, aus dem die aufsteigenden Fasern hervorgehen. Färbung Delafields Hämatoxylin und Pikrinsäure-Säurefuchsin nach van Gieson. Zeiss' Apochromat 8 mm und Komp.-Okular 8. Vergr. 250:1.
- Fig. 12. Desgl. aber mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Hornschicht tief schwarz; im Stratum Malpighii Zellbrücken, in seiner basalen Schicht die infolge der starken Ausbildung von Tonofibrillen stark geschwärzten Ansatzzellen sichtbar; basiepitheliales Netz und Ansatzkegel der aufsteigenden Fasern. Optik wie bei voriger Abbildung. Vergr. 250:1.
- Fig. 13. Flachschnitt durch die basale Zylinderzellenschicht der Epidermis vom Bauchschild. Verteilung der Ansatzzellen. Färbung, Optik wie in Fig. 12. Vergr. 250:1.
- Fig. 14. Zellgruppen aus einem Flachschnitt wie in Fig. 13. Ansatzzellen kräftig gefärbt, von geringem Querschnitt; in ihrer Peripherie die quer getroffenen Tonofibrillen als dunkle Punkte; alle Zellen durch Brücken miteinander verbunden. Färbung Eisenhämatoxylin und Eosin. Zeiss' Apochromat 2 mm N. A. 1,30 und Komp.-Okular 8. Vergr. 1000:1.
- Fig. 15. Ähnliche Zellgruppe wie in der vorhergehenden Abbildung (aber aus der Epidermis des Rückenschildes). In der Peripherie aller Zellen die Querschnitte der Tonofibrillen sichtbar; Ansatzzellen durch Übergänge mit den gewöhnlichen basalen Zylinderzellen verbunden, Zellbrücken. Färbung, Optik wie in Fig. 14. Vergr. 1000:1.
- Fig. 16. Aus einem Querschnitt der Lippenepidermis: einige Zellen der mittleren Zone des Stratum Malpighii, durch weite Interzellularlücken voneinander getrennt, die von zarten, mit Knötchen versehenen Zellbrücken durchsetzt werden. In den Zellen Tonofibrillen, die sich stellenweise bündelartig durch mehrere Zellagen hindurch verfolgen lassen; die auf diese Bündel entfallenden Brücken und Knötchen sind besonders kräftig ausgebildet. Färbung Eisenhämatoxylin. Zeiss' Apochromat 2 mm N. A. 1.40 und Komp.-Okular 8. Vergr. 1000:1.
- Fig. 17. Flächenansicht einer Zelle aus den mittleren Lagen des Stratum Malpighii (Epidermis der Rückenschale). Am Rande Zellbrücken, im Innern die Tonofibrillen im optischen Querschnitt, besonders deutlich um den Kern herum ausgebildet; im Plasma bläschenförmiger Einschluss. Färbung Eisenhämatoxylin, Optik wie bei Fig. 14. Vergr. 1000:1.



- Fig. 18. Zweikernige Zelle von gleicher Herkunft wie Fig. 17. Färbung, Optik wie bei Fig. 14. Vergr. 1000:1.
- Fig. 19. Flächenansicht von drei Zellen aus den oberen Lagen des Stratum Malpighii (Epidermis der Bauchschild), bei zweien derselben ist auf das Innere des Zelleibes eingestellt, bei der dritten auf die von Zellbrücken übersäte Oberfläche. Färbung, Optik wie bei Fig. 14. Vergr. 1000:1.
- Fig. 20. Flächenansicht von drei Zellen aus den obersten Lagen des Stratum Malpighii (Epidermis der Bauchschild). Keratohyalinkörner. Färbung, Optik wie bei Fig. 14. Vergr. 1000:1.
- Fig. 21. Zwei Zellen aus dem Übergangsgebiet von dem Stratum Malpighii zur Hornschicht (Querschnitt der Lippenhaut). Horizontale Anordnung der Tonofibrillen in den Zellen, deren Zusammenhang mit den Interzellularbrücken stellenweise kenntlich ist. Färbung Eisenhämatoxylin, Zeiss' Apochromat 2 mm N. A. 1.40 und Komp.-Okular 8. Vergr. 1000:1.
- Fig. 22. Querschnitt der Hornschicht und der anliegenden Lagen des Stratum Malpighii. Die Zellbrücken bleiben in der ganzen Hornschicht erhalten, sind auch auf ihrer Aussenseite sichtbar. Färbung, Optik wie bei Fig. 14. Vergr. 1000:1.
- Fig. 23. Flächenansicht einer in Verhornung begriffenen Zelle der Lippenepidermis. Die Tonofibrillen umziehen (horizontal gelagert), zu dickeren Bündeln verklebt, allseits den Kern. Färbung Eisenhämatoxylin-Eosin, Zeiss' Apochromat 2 mm N. A. 1.40 und Komp.-Okular 8. Vergr. 1000:1.
- Fig. 24. Teil der Flächenansicht einer Hornzelle der Lippenepidermis. Tonofibrillen im Zellinnern nicht mehr färbbar. Färbung, Optik wie bei voriger Abbildung. Vergr. 1000:1.
- Fig. 25. Epidermis-Kutisverbindung (Bauchschild). Die aufsteigenden Fasern liefern durch ihre Verzweigung das basiepitheliale Netz, das die unteren Enden der Zylinderzellen umfaßt. Färbung Eisenhämatoxylin (stark differenziert) und Pikrinsäure-Säurefuchsin nach van Gieson. Optik wie in Fig. 14. Vergr. 1000:1.
- Fig. 26. Einzelne basale Zylinderzellen der Epidermis; die Striche markieren die Lage des basiepithelialen Netzes. a und b die unteren Enden der Zellen werden von den Maschen des basiepithelialen Netzes hülsenartig umfaßt; c. u. d. Beziehung der Netzmaschen zu den Tonofibrillen, e—g Zellen mit kräftig ausgebildeten Tonofibrillen, die in die Zone des basiepithelialen Netzes hineinreichen. Färbung Eisenhämatoxylin allein (e, f, g) bzw. kombiniert mit Pikrinsäure-Säurefuchsin. Zeiss' Apochromat 2 mm N. A. 1.40 und Komp.-Okular 8. Vergr. 1000:1.
- Fig. 27. Basiepitheliales Netz im Flachschnitt der Epidermis (Bauchschild); die Maschen entsprechen den unteren Enden der basalen Zylinderzellen. Färbung Eisenhämatoxylin und Säurefuchsin, Zeiss' Apochromat 2 mm, N. A. 1.30 und Komp.-Okular 8, Vergr. 1000:1.

- Fig. 28. Beziehung des basiepithelialen Netzes zu den der Epidermis nächst gelegenen Fasern der horizontalen Bündel. Färbung, Optik wie in voriger Abbildung. Vergr. 1000:1.
- Fig. 29. Basiepitheliales Netz (Rückenschale): Fortsätze der basalen Zellen von den Querschnitten der Tonofibrillen umsäumt. Färbung Eisenhämatoxylin-Eosin, Optik wie in Fig. 27. Vergr. 1000:1.
- Fig. 30. Basiepitheliales Netz sehr nahe der Koriumgrenze getroffen: Netzbalken breiter als die von ihnen umschlossenen Zellfortsätze. Färbung, Optik wie in Fig. 29. Vergr. 1000:1.
- Fig. 31. Querschnitt durch den Ansatzkegel einer senkrecht aufsteigenden Faser, in dem noch einige Durchschnitte von Tonofibrillen sichtbar sind. Färbung, Optik wie in Fig. 29. Vergr. 1000:1.
- Fig. 32. Flachschnitt durch die Bündellage unmittelbar unter der Epidermis: zwei aufsteigende Fasern im Querschnitt. Färbung, Optik wie in Fig. 29. Vergr. 1000:1 (vgl. Fig. 7, Taf. XIII).
- Fig. 33. Filzschicht einer jungen *Emyda granosa*: kollagene Fasern durch reichliche interfibrilläre Kittmasse (Mucin) geschieden; in der letzten die Zellen (Fibroblasten). Färbung Delafield's Hämatoxylin-Eosin. Optik Zeiss' Apochromat 2 mm. N. A. 1.30 und Komp.-Okular 4. Vergr. 500:1.
- Fig. 34. Fibroblast aus der Haut der Unterlippe einer 3,5 cm langen *Emyda granosa*. Dem Kern angelagert ein Diplosom. Färbung Eisenhämatoxylin. Optik Zeiss' Apochromat 2 mm N. A. 1.30 und Komp.-Okular 8. Vergr. 1000:1.

## Über die Lochkerne der lymphatischen Randschicht der Leber und des Mesenterium von *Triton alpestris*.

Von

Susanna Levy.

In allen tierischen Zellen, mit Ausnahme der Säugererythrozyten, finden sich konstant zwei Bestandteile, die in engen Beziehungen zueinander stehen: Protoplasma und Kern. Diese beiden Bestandteile bestehen in der Hauptsache aus Kolloiden. Die Gesetze der Viscosität und Oberflächenspannung bedingen ihre gegenseitige Abgrenzung. In der Mehrzahl der Zellen ist der Kern ein annähernd kugelförmiges oder langgestrecktes kompaktes Gebilde. Kerne, die in ihrer Gestalt von diesem Typus abweichen, haben stets lebhaftes Interesse erweckt. Seit Flemmings und Strasburgers grundlegenden Untersuchungen und den zahlreichen Arbeiten, die sich daran anschlossen, ist es Allgemeingut geworden, dass die Vermehrung der Zellen im Tier- und Pflanzenreich in der Regel auf dem Wege der sogenannten indirekten Kernteilung oder Mitose erfolgt. Es erübrigt sich daher, diesen Vorgang näher zu beschreiben. In einer Reihe von Zellarten soll aber die Vermehrung durch einen wesentlich einfacheren Prozess, die Kern- und Zellzerschnürung, Kernsegmentierung (Arnold) oder Amitose erfolgen. Die Erscheinungen der Amitose sind vielfach beschrieben, aber auch mindestens ebenso häufig bestritten worden. Mit der Ausbildung und Verfeinerung der histologischen Technik ist es allmählich gelungen, für zahlreiche Fälle, in denen amitotische Kern- und Zellteilungen beschrieben waren, nachzuweisen, dass es sich hier doch um mitotische Kernteilung oder aber um andere Vorgänge wie Kernverschmelzungen und dergleichen handelte. Die amitotische Kernteilung haben die Autoren oft geglaubt annehmen zu müssen, wenn die Kernform von der Kugelgestalt erheblich abwich, also bei den vielen Fällen sogenannter polymorpher Kerne. Ich glaube dass hier sehr grosse Skepsis am Platze ist. Sagt doch ein so grundlegender

Zellforscher wie Boveri in seiner 1914 erschienenen Arbeit „Zur Frage der Entstehung maligner Tumoren“:

„Soweit mir bekannt, ist bisher nur ein einziger Fall beschrieben worden, in welchem die Chromosomenverhältnisse nach einer sicherlich direkten Teilung verfolgt worden sind; das ist der kürzlich von G. Kautzsch im Würzburger zoologischen Institut beobachtete, der sich auf die Teilung abnorm grosser II. Richtungskörper von *Ascaris megalocephala* bezieht.“

Boveri verlangt, wenn eine amitotische Zellteilung angenommen werden soll, dass gezeigt wird, dass:

1. der doppelkernige Zustand wirklich auf Teilung beruht,
2. sich um jeden von diesen Kernen ein Teil des Protoplasmas abgrenzt,
3. die so entstehenden Zellen sich wieder amitotisch teilen und dabei die normale Chromosomenzahl besitzen.

Er hat „den Eindruck gewonnen, dass die meisten Autoren in der Überzeugung, direkte Teilung sei schon von ihren Vorgängern mit genügender Sicherheit nachgewiesen, sich mit unzureichenden Indizien begnügen“.

Amitotische Teilung sollte nach La Valette St. George, Meves, Benda, Mc. Gregor u. a. in den Archispermatozyten auftreten, und zwar sollen sich dort die sogenannten polymorphkernigen Zellen auf diesem Wege teilen. Neuere Untersucher, wie King und F. Levy, haben aber diese Befunde nicht bestätigen können. Eine besonders auffällige Form von Zellkernen wurden in den Archispermatozyten des Salamanderhodens von Bellonci und Meves beschrieben, sogenannte Ringkerne. Diese Kerne weisen Löcher verschiedener Dimensionen auf, „zuweilen bei Plattentochterkernen ist es so weit, dass die grosse Attraktionssphäre dieser Zellen im kugeligen Zustand bequem in ihm Platz findet. Häufig aber ist es bei mehr kugeligen Tochterkernen eng und in der Richtung der Durchbohrung langgestreckt. Die Kernringe sind nicht stets überall gleich dick und zeigen ausserdem zuweilen an der äusseren Peripherie leichte Einkerbungen.“ Ich entnehme der Dissertation von Meves, da mir die Arbeit Belloncis „Über Entstehung von Ringkernen in den Spermatogonien (Archispermatozyten F. Levy) von Triton“ nicht zugänglich ist: „Die Rekonstruktion der Tochterkerne der Geschlechtszellen in den Samensträngen von Triton geht in eigentümlicher Weise vor sich. Die Elemente der beiden Tochterkerne erhalten sich in Form körniger Fäden auch dann noch, wenn die Rekonstitution des Kernes beginnt, aber die Gesamtheit der Figur mit dem neuen Kernsaft, welcher die Teile verklebt, hat das Aussehen eines Ringes, in welchem das zentrale Loch des ursprünglichen Sternes bestehen bleibt und zugleich die radiäre Anordnung der chromatischen Elemente. In diesem Stadium sind

die Tochterkerne konvex-konkav; sie sehen mit ihrer Konkavität nacheinander hin. Dann wird die Kernmembran deutlich; es verschwindet die radiäre Anordnung des Chromatins, die Nukleolen bilden sich, aber es bleibt die konvex-konkave Totalform.

„Das zentrale Loch wird enger und unregelmässiger und oftmals sieht man von ihm radiäre Spalten ausgehen; in diesem Fall ist die Kontur des Kernes unregelmässig. Von diesen letzteren Formen gelangt man zu anderen, welche einige radiäre, etwas unregelmässige Ausschnitte aufweisen, und von diesen durch eine ununterbrochene Stufenfolge zu mehr charakteristischen polymorphen Kernen, deren Falten und Spalten eine vorwiegend radiäre Richtung haben.“

Meves bestätigt die Befunde Belloncis und ergänzt sie. Er ist der Ansicht, dass die Membranbildung bei den Tochterkernen früh einsetzt und nicht nur am äusseren Umfang, sondern auch in dem Umkreis des von der Zentralspindel passierten Kernbinnenraums. Da auf diese Weise Spindelteile in jeden Tochterkern mit eingeschlossen werden, sollen die Chromosome, von denen Meves annimmt, dass sie aussen der Spindel tangential aufliegen, einen ringförmigen Rubekern bilden, der Sphäre und Spindelrest umschliesst. Das Loch soll sich erhalten bis zur nächsten Teilung, sei es, dass diese durch Mitose oder Amitose erfolgt. Die Grundannahme, dass in der Metaphase die Chromosomen der Spindel tangential anliegen, hat sich als unhaltbar erwiesen. Es sind vielmehr öfters Äquatorialplatten abgebildet worden, aus denen zu ersehen ist, dass Chromosome auch im Innern der Spindel, die ein Rotationskörper ist, an Spindelfäden ansetzen. Meves vermutet ebenfalls, dass für einen Teil der polymorphen Kerne Belloncis Annahme eines Zusammenhanges von Ring- und polymorphen Kernen zu Recht besteht.

Von neueren Untersuchern der Spermatogenese haben sich insbesondere Champy und F. Levy eingehender mit diesen Zellen befasst. Champy hat für viele Amphibienarten die polymorphen Kerne beschrieben, aber über die Entstehungsweise dieser Gebilde nichts gesagt. Er fand die verschiedensten Formen von Kernen in Archispermatocyten. Die beiden Extreme, zwischen denen er alle Übergänge sah, beschreibt er folgendermassen: 1° „Cellules a noyau généralement foncé riche en chromatine, a deux ou trois lobes réunis par des ponts de substance épais. Les lobes sont souvent plus nombreux, rarement moins; quelquefois cependant, le noyau est arrondi (fig. 202). Le cytoplasme est homogène, finement granuleux, pauvre en enclaves graisseuses; c'est la gonie du type gonocyte. Il est très rare de trouver des gonies primitives a noyau rond, alors que c'est fréquent chez Axolotl par exemple; 2° Cellules a noyau peu colorable, très lobé et incisé, souvent difficile à distinguer du cytoplasme en certains points. En général, il a l'aspect d'un noyau chiffonné et incisé et très replié sur lui-même en E, en S et en M (fig. 201). L'aspect varie beaucoup à cause de la diversité de taille des lobes. En général, le cytoplasme de ces éléments est grossièrement granuleux et riche en enclaves graisseuses (fig. 201).“

Interessant ist nun weiter ein Befund, den Champy nicht richtig zu deuten vermochte. An einer späteren Stelle schreibt er:



„Chez les espèces à noyau très polymorphe (tritons, salamandres crapauds) on observe souvent, dans le cytoplasme, un lobe du noyau séparé complètement de la masse nucléaire (aimi qu'on peut s'en assurer par l'examen de la série des coupes) et dont la chromaticité est plus ou moins dégradée. Quelquefois, la chromatine a complètement disparu plutôt a perdu sa colorabilité est plus ou moins dégradée par l'hématoxyline au fer, et le stroma nucléaire est plus ou moins nettement acidophile.

Le phénomène est plus net encore chez les espèces à noyau rond ou l'on observe fréquemment, à côté du noyau principal un noyau plus petit, muni d'un nucléole et dont la colorabilité et la forme sont plus ou moins altérées.“ Er deutet diese Befunde als Zeichen von ungleich teilender Amitose. Die Untersuchungen von F. Levy haben aber ergeben, dass viele der bizarren Kernkonglomerate, die man in den Archispermatocyten antrifft, nichts mit Amitose zu tun haben, sondern auf Verschmelzung poikiloploider Kerne beruhen, und nicht verschmolzene poikiloploide Kerne sind auch Champys kleine Nebkerne zweifellos.

Im Zusammenhang mit diesen Untersuchungen meines Mannes erschien es wertvoll nachzuprüfen, inwiefern ähnliche Verhältnisse auch in anderen Zellen vorkommen, in denen das Auftreten von Lochkernen früher beschrieben worden ist. Ich darf es mir wohl versagen, die oftmals bei Ballowitz u. a. zusammengestellte Literatur hier noch einmal eingehend zu referieren.

Ein günstiger Zufall fügte es, dass mir am Ende unserer Experimentierperiode eine grössere Anzahl von Triton alpestris zur Verfügung stand, so dass ich an demselben Material, an dem Göppert 1891 Lochkerne gefunden hatte, eine Nachprüfung vornehmen konnte.

Die Tritonen waren zwei bis vier Wochen in unserem Aquarium gehalten. Die Tiere wurden durch einen Scherenschlag getötet und Leberstücke und Mesenterien fixiert. Die Mesenterien bieten den Vorteil, dass sie so dünn sind, dass man Totalpräparate untersuchen und dadurch zahlreiche Fehlerquellen ausschalten kann. Kleine Glasschälchen wurden mit Paraffin ausgegossen und darin die Mesenterien mit den von ihnen versorgten Darmstücken mit Igelstacheln aufgespannt. Der Darm wurde erst nach der Alkoholhärtung entfernt, da er das Manipulieren mit den feinen Häuten sehr erleichterte. Als Fixationsmittel dienten: Sublimat-Eisessig, Alkohol-Äther, sowie die Gemische von Flemming, Zenker, Helly und Carnoy. Die Leberstückchen wurden in Paraffin eingebettet und mit dem Tetrander-Mikrotom von Jung in 10  $\mu$  dicke Schnitte zerlegt. Als Färbungen dienten:

Hämatoxylin nach Delafield oder Hämalaun nach P. Mayer, hierzu als Plasmafärbungen Orange G, Pikrofuchsin nach van Gieson, ferner Pikroindigokarmin nach Cajal (modif. von F. Levy), Kupfer- und Eisenhämatoxylin.

### Befunde.

Im Mesenterium von *Triton alpestris* findet man zwischen eingestreuten Bindegewebsfibrillen vorwiegend zwei Sorten von Kernen, bei denen es nicht immer leicht ist, ein Protoplasma färberisch abzugrenzen, und zwar erstens stärker gefärbte spindelförmige Bindegewebskerne, an denen öfters der Zusammenhang mit den Bindegewebsfibrillen nachweisbar ist, und zweitens zahlreiche grosse mattgefärbte Kerne, in denen ein oder zwei Nukleoli färberisch darstellbar sind. Ein gleichmässig über den Kern vertheiltes Kerngerüst von Netzstruktur mit an den Knotenpunkten eingestreuten Chromatinkörnchen habe ich nie beobachtet. Dagegen zeigt es sich, dass an ungünstig fixierten Kernen eigenartige, ganz unregelmässig verlaufende Kanälchen sichtbar wurden. In seltenen Fällen fand sich zentral eine helle Stelle, die den Durchbohrungen entsprach, die Göppert in der lymphatischen Randschicht der Salamandrinleber beobachtet hatte. Die Schnitte durch Tritonlebern, die ich durchmusterte, zeigten mir, dass die sogenannte lymphatische Randschicht ganz ähnliche Zellen enthielt. Neben diesen grossen Zellen findet man alle Übergänge zu etwas kleineren Kernen mit einem stärker färbbaren gekörnten Chromatin (Textfig. 1). Ob die Verkleinerung der Kerne etwa durch Wasseraustritt erfolgt, und ob dadurch eine Kondensation des Chromatins eintritt oder andere chemische Umsetzungen dabei vor sich gehen, kann ich nicht entscheiden. In den Kernen



Fig. 1.<sup>1)</sup>



Fig. 2.



Fig. 3.

<sup>1)</sup> Vergrösserung sämtlicher Textfiguren 1:1000. Für die sorgfältige Ausführung der Zeichnungen bin ich Fräulein Marie Levy zu grossem Dank verpflichtet.

machen sich dicke chromatische Stränge immer stärker bemerkbar und zwar gewöhnlich ein, zwei oder drei (Textfig. 2). Diese Stränge nehmen eine hantelähnliche Form an, die Enden schwellen kolbenförmig an, die Verbindungsbrücken werden immer länger und feiner (Textfig. 3). Häufig beginnen nun die Kerne sich in die Länge zu strecken, wobei aber nur die kolbenförmige Anschwellung eines Chromatinfadens hineinragt (Textfig. 4). Es entstehen auf diese Weise Bilder, die mehr oder minder an die Vorgänge erinnern, welche bei Protozoen als Promitose beschrieben worden sind. Wenn der Verbindungsfaden zwischen zwei kolbenförmigen Anschwellungen ganz fein geworden ist, schnürt sich die umgebende Kernmasse ein, ähnlich wie etwa R. Hertwig bei *Podophrya* die Kernknospung beschreibt (Textfig. 5). Häufig ziehen



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.

sich aber erst nacheinander die Chromatinhanteln auseinander, und erst wenn der Kern dadurch mehrere pseudopodienähnliche Fortsätze nach allen Seiten ausgestreckt hat, zerschnürt er sich in viele kleine Läppchen (Textfig. 6). Die einzelnen Läppchen haben im diffus gefärbten Kernsaft ein oder mehrere dunkelgefärbte Chromatinkörner und bleiben dauernd durch feine Fäden miteinander verbunden. Wenn die Zerschnürung einsetzt, werden im Plasma dicke azidophile Granula deutlich sichtbar. Die Kernläppchen hängen unregelmässig zusammen. Zwischen den einzelnen Läppchen finden sich Brücken. Die Läppchen können so gelagert sein, dass eine S-Form zustande kommt, dass sie in einem Bogen



Fig. 7.



Fig. 8.

liegen oder gar Ringe zu bilden scheinen. In den Zellen, nach denen die Figuren 7 und 8 gezeichnet wurden, war deutlich zu sehen, dass die einzelnen Lappchen sich zum Teil überlagerten. Schon Flemming hat beobachtet, dass bei Leukozyten Kerne ringförmig erscheinen, weil ihre Enden sich überdecken. Den Kerneinschnürungen entsprechende Plasmaeinschnürungen habe ich nie beobachtet. Auch Mitosen habe ich in diesen Zellen nicht gesehen, weder vor noch nach der Zerschnürung.

Ein Vergleich mit den Befunden Göpperts ergibt in der Hauptsache eine Übereinstimmung, aber in Einzelheiten und Deutungen Abweichungen. Bestreiten muss ich, dass die Kerne eine so schematisch radiär angeordnete Struktur besitzen, wie Göppert sie beschreibt. Kerne mit zentraler Durchbohrung fand ich nur selten und bin geneigt anzunehmen, dass beim Schneiden ein Kanälchen getroffen wurde, wie ich sie oben beschrieb. Dies kann man auch durchaus in Einklang bringen mit Göpperts Beschreibung, wenn er sagt: In einigen Fällen ergab sich, dass die Mündung des den Kern durchbohrenden Kanals auf der einen Seite der Kernoberfläche einen ziemlich grossen Spalt, auf der entgegengesetzten nur ein kleines rundliches Loch darstellt. An dieses Verhalten schloss sich der Befund von Kernen an, in denen nur eine Einsenkung von einer Stelle der Peripherie aus ins Innere des Kerns zu konstatieren war, aber keine vollständige Durchbohrung vorlag. Derartige Kerne sind dann etwa mit einem sehr dickwandigen Becher zu vergleichen. Göppert nimmt an, dass es sich hier um Vorstufen seiner Lochkerne handelt, was mir zweifelhaft ist. Die Zerlegung der Ringkerne in zwei bis acht Tochterkerne will er nach zwei Modifikationen haben ablaufen sehen. Das Resultat des häufigeren Modus ist, dass man den Kernring durch Scheidewände in eine Anzahl von Teilstücken zerlegt findet, ohne dass die ursprüngliche Form des Ringes wesentlich beeinträchtigt ist. Die Orientierung dieser Scheidewände ist eine derartige, dass dieselben im optischen Querschnitt des Kerns sich als dunkle Linien darstellen, die mehr oder minder genau in den Radien des von der Kernperipherie begrenzten Kreises oder Ovals verlaufen. Aus diesem Verhalten ergibt sich schon, dass die Trennungsebenen etwa senkrecht zur Äquatorialebene des Ringes stehen. Nicht immer greifen die Scheidewände durch die ganze Dicke der Kernsubstanz hindurch. Gelegentlich

findet man sogar die Trennungsstelle zwischen zwei Kernteilen gerade nur angedeutet durch eine kleine Einfurchung der Kernmembran, welche scharf etwas ins Innere der Kernsubstanz vorspringt. In anderen Fällen besteht allerdings eine deutliche Scheidewand, dieselbe ist aber auf die Nähe der Kernperipherie beschränkt und würde dann etwa die Form einer rundlichen, mit einem grösseren oder kleineren Loch versehenen Scheibe haben. Man findet schliesslich alle Übergangsformen zwischen diesem Zustand und dem Zustand völliger Trennung der Teilstücke voneinander; aber auch hier wird man immer zwischen je zwei derselben eine kleine Einfurchung wahrnehmen, da die Scheidewand sich stets in der Nähe der Kernperipherie in zwei Lamellen spaltet, welche auseinanderweichend in die Kernmembranen der betreffenden Tochterkerne übergehen. Aus alledem ergibt sich, dass die Zerlegung des Kernringes durch einen Einfurchungsprozess von der Kernperipherie her erfolgt. Nach meinen Befunden ist das Wesentliche des Vorgangs in feineren, inneren Veränderungen des Kernbaues zu suchen. Die allmähliche Kondensation des Chromatins und die Durchschnürung der Chromatinhanteln sind das Primäre. Erst wenn sie erfolgt ist, rundet sich eine gewisse Menge Kernsaftes darum ab. Es erfolgt eine Zerschnürung oder Fragmentierung des Kerns (Arnold). Die Fragmente bleiben dauernd durch feine Fäden miteinander verbunden. Diese Brücken hat Göppert auch beobachtet. Er bildet sie hin und wieder ab, aber meist zu breit. Unter den gelapptkernigen Zellen hat er solche seiner Beschreibung zugrunde gelegt, die mehr oder minder eine Lagerung der Kernteilchen aufweisen, die auf eine Herkunft von einem Ring schliessen lassen. Ich habe aber zahlreiche Zellen gefunden, die nichts von einer ringartigen Anordnung erkennen lassen. Dies ist ja auch gar nicht erforderlich, wenn meine Anschauung zu Recht besteht. Auch Göppert hat ähnliches nebenher erwähnt. Er schreibt:

„Es bleibt noch zu bemerken, dass man manchmal an Möglichkeit einer Umgehung des Ringstadiums bei der Kernzerschnürung denken könnte. Man findet nämlich zuweilen in einer Zelle zwei kleine Kerne ziemlich gleicher Grösse nebeneinander gelagert, welche einander eine etwas abgeplattete Fläche zuwenden; an einer kleinen peripheren Stelle dieser Fläche hängen manchmal derartige Kerne noch unmittelbar miteinander zusammen



Dieser Befund kann den Anschein erwecken, als wenn ein Kern durch eine an seiner einen Seite einsetzende, nach der anderen fortschreitende Einfurchung in zwei Teile zerlegt werden könnte.“

Eine radiäre Anordnung des Chromatins habe ich nie finden können. Die Abschnürung der Kernlappchen entspricht dem Typus der von Arnold beschriebenen Kernsegmentierung. Aber mit einer amitotischen Zellteilung hat dies nichts zu tun, denn ich habe nie die oben besprochene Forderung Boveris erfüllt gesehen. Wir sahen zwar, dass die Lappung des Kernes auf eigenartigen Einschnürungsvorgängen beruht, aber es handelt sich doch nicht um vollständige Trennungen, da stets Kernbrücken stehen bleiben. Es liegt nicht allzu fern, zu vermuten, dass diese Kernsegmentierung einen ähnlichen Vorgang einleitet wie zum Beispiel die Schizogonie bei *Plasmodium vivax*, dem Erreger der Malaria tertiana, wo nach einer Kernzerstückelung sich jeder Tochterkern mit einem Plasmasaum umgibt und so zu einer vollen Zelle wird. Aber diese Plasmadurchschneidungen habe ich nie gesehen, ebensowenig wie Göppert. Für die Erfüllung der dritten Boyerischen Forderung, „dass die so entstehenden Zellen sich wieder mitotisch teilen und dabei die normale Chromosomenzahl besitzen“, fehlt schliesslich jeder Anhaltspunkt. Wir sind nicht in der Lage gewesen, überhaupt zählbare Chromosomen zu finden. Die freien Blutkörperchen sind, nachdem sie aus dem Verbinde des durch feste Interzellularsubstanz verbundenen Muttergewebes ausgeschieden sind, nur noch Träger einer Funktion innerhalb des Stoffwechsels. Als Zellen aber sind sie dem Untergang geweiht.

Wenn man die Ringkerne, die nicht zu selten sind (Textfigur 8) genauer untersucht, beobachtet man beim Auf- und Abwärtsbewegen der Mikrometerschraube, dass der Ring kein einheitliches Gebilde ist, und dass die scheinbaren Einkerbungen in Wirklichkeit Überschneidungen von Lappchen darstellen. Die Textfiguren geben die ganze Reihe der Entwicklung von der Kernzerschnürung bis zu der Ringbildung wieder. Wie ist nun diese Ringkernbildung aufzufassen im Vergleich mit den sonst als Ring-, Loch-, Napf- oder Korkkernen beschriebenen Gebilden? Zuerst ist die Frage aufzuwerfen, sind die soeben genannten Kernformen gleichwertige Gebilde? Von Flemming und Heidenhain ist bereits nachgewiesen, dass die Sphäre der

Leukozyten nur ein Doppelzentrosom enthält. Wir haben oben gesehen, dass der einheitliche kompakte Kern zerschnürt wird, dass aber seine einzelnen Lappen miteinander in Zusammenhang bleiben. Eine Vermehrung der Kernmasse als Folge der Zerstückelung ist nicht nachzuweisen. Verändert hat sich im wesentlichen nur die Kernoberfläche. Diese wächst ganz erheblich, wie eine einfache mathematische Überlegung zeigt. Das Volumen einer Kugel ist  $V = \frac{4}{3} \pi r^3$ , ihre Oberfläche  $F = 4 \pi r^2$ . Nehmen wir an, der Ausgangskern hat den Radius  $r = 2$ , dann ergibt sich bei angenommener gleichmässiger Zerschnürung in vier Kernlappen der Radius  $q$  der Kernlappen (als Kugeln) aus folgender Rechnung:

$$\frac{4}{3} \pi r^3 = 4 \cdot \frac{4}{3} \pi q^3$$

$$q^3 = \frac{1}{4} r^3, \text{ wenn } r = 2 \text{ ist, dann ist}$$

$$q^3 = \frac{8}{4} = 2$$

$$q = \sqrt[3]{2}$$

der Ausgangskern mit dem Radius  $r = 2$  hat die Oberfläche,

$$F_1 = 4 \pi r^2 = 16 \pi$$

die Kernlappen aber mit den Radien  $q$  haben zusammen

$$F_2 = 4 \cdot 4 \pi q^2$$

$$F_2 = 16 \pi \left( \sqrt[3]{2} \right)^2$$

$F_2 = 16 \pi \cdot 1,587$  d. h. also mehr als  $1\frac{1}{2}$  mal so gross als  $F_1$ . Diese Betrachtung hat vielleicht einige Bedeutung für die physiologische Auffassung der Kernzerstückelung. Eine vergrösserte Oberfläche gestattet einen leichteren und schnelleren Austausch von Stoffwechselprodukten. Wenn die Kernlappen, wie wir sahen, dauernd zusammenhängend bleiben, wäre es durchaus möglich, dass diese in ähnlicher Weise, wie F. Levy es bei den plurivalenten Kernen im Froschhoden beobachtete, zusammenfliessen und wieder einen runden Kern bilden. Diesen Vorgang habe ich nicht beobachten können. Ich halte es vielmehr auch für wahrscheinlich, dass er, wie von anderer Seite früher vermutet wurde, nicht eintritt. Der Vorgang der Kernzerstückelung erweckt vielmehr die Vorstellung, dass der Kernsaft, der den chromatischen Apparat umgibt, eine solartige, das Plasma aber eine zähflüssigere, gelartige Beschaffenheit hat. Die Abrundung

der einzelnen Kernlappchen wäre dann bedingt durch die Oberflächenspannung des Kernsaftes und die Bildung einer Haptogenmembran. Wenn also der gelappte Kern lediglich als ein univalenter Kern aufzufassen ist, so unterscheidet er sich dadurch merklich von dem durch Verschmelzung entstandenen plurivalenten.

Über die Lochkerne in den Archispermatocyten habe ich in der Einleitung berichtet. Von Kostanecki ist der Ansicht, dass überhaupt allgemein in der Anaphase der Teilung die sich bildenden Tochterkerne wie eine Kappe den Spindelresten und der Sphäre aufsitzen. Demnach werden die Tochterkerne immer zunächst Napfkern. Diese Napfkernbildung, die mit der Auffassung der Entstehung von Lochkernen in den Archispermatocyten von Salamandra, wie sie Meves beschrieben hat, durchaus übereinstimmt, hat meiner Meinung nach viel Wahrscheinlichkeit. Aber die Tatsache, dass der Kern später wieder die Kugelform annimmt, weist auf dieselbe Erscheinung hin, die F. Levy bei den polyploiden Kernkonglomeraten beobachtet hat, nämlich, dass das Kernsystem die Tendenz hat, eine möglichst glatte Berührungsfläche mit dem Plasma zu bilden.

Flemming hat auch im Bindegewebe, in den Endothelzellen und im Mesenterium der Salamanderlarve Lochkerne beschrieben. Er nahm dort eine ähnliche Entstehung an, wie sie Meves in den Archispermatocyten von Salamandra beschreibt. Diese Zellen, die Flemming im Auge hat, dürften aber zum grossen Teil entstehende Leukozyten sein. Aber nach der Art, wie wir Leukozyten entstehen sahen, kommen wir zu einer etwas abweichenden Einteilung der beobachteten Zellen. Flemming beschreibt nämlich: „dass an solchen Stellen, wo im Larvengewebe mitotische Teilungen von Leukozyten reichlich vorkommen, die meisten davon, wenn nicht alle, mit Lochkernbildung verlaufen. Hierbei werden die Kernlöcher in allen Übergängen bald gross, bald kleiner, bald ganz winzig gefunden, was doch wohl am nächsten auf ein Wiederverstreichen dieser Löcher zu deuten sein wird. Es bleibt ja Geschmackssache, ob man die zu Ringform führenden Mitosen abnorm oder atypisch nennen will oder nicht, jedenfalls repräsentieren sie einen etwas abweichenden Hergang bei der Teilung, der uns bei einzelnen Zellarten vorkommt; denn bei den meisten lässt sich nichts davon bemerken. Aber dafür, dass diese Ringkernmitosen allgemein Zeichen von Degeneration

oder Sterilwerden der betreffenden Zellen sein sollten, lässt sich kein Grund einsehen.“ Dem möchte ich entgegen, dass die Ringkerne in der lymphatischen Randschicht und den Mesenterien, wie sei meine Textfig. 7 und 8 abbilden, fertige Leukozyten darstellen, die an diesen Stellen entstanden und vor ihrem Übertritt in das strömende Blut stehen. Die Zellen des strömenden normalen Blutes aber, Erythrozyten und Leukozyten, weisen nie Anzeichen einer Vermehrung auf. Teilungsbilder findet man wohl bei krankhaften Prozessen, gewissen Formen von Leukämie und Anämie. Die Blutkörperchen sind ähnlich wenn auch nicht in demselben Umfang, autonom geworden, wie das aus dem Gewebsverband ausgeschiedene Spermatozoon. Aber es geht ihnen wie anderen Gewebszellen, die nur noch eine Aufgabe für den Stoffwechsel des Zellenträgers zu erfüllen haben und dann untergehen, etwa wie eine Epidermiszelle, die das Stratum germinativum, dem sie entstammte, verlassen hat. Sie ist noch lange Trägerin gewisser physiologischer Vorgänge, aber ihre Teilungsfähigkeit ist erloschen. Die kernlosen Erythrozyten haben eine gewisse Struktur, die, wie Warburg zeigte, eine Vorbedingung der physiologischen Vorgänge ist, deren Träger die Zelle ist. So stellt auch meiner Anschauung nach die Oberflächenvergrößerung der Leukozytenkerne eine Anpassung an die besonderen von der Zelle zu leistenden Funktionen dar. Aber mit dieser Einstellung zur Arbeitszelle verliert die Zelle die Fähigkeit der Fortpflanzung. Schaxel sagt in seiner Arbeit „Über den Mechanismus der Vererbung“ „Die Zellen sind in ihrer Lebensgeschichte einsinnig bestimmt. Sie gelangen über Teilungen und Bewegungen zu der histogenetischen Differenzierung mit der ihre Umbildungen abgeschlossen sind.“ In der Stammzelle liegen aber öfter mehrere Möglichkeiten. Die Pluripotenz der Zelle ist viel allgemeiner verbreitet als eine einsinnige Bestimmung. Der letzte Punkt der histogenetischen Entwicklung ist aber gleichzeitig der Punkt der Teilungsunfähigkeit. Die Zelle wird resorbiert, wenn sie auch für ihre Funktion im engeren Sinne unfähig geworden ist. Wie dieser Resorptionsvorgang sich abspielt, ist noch nicht klar festgestellt. Gräper meint, dass er so stattfindet, dass eine lebenskräftige Zelle ihre funktionsunfähige Nachbarzelle verschluckt und verdaut.

Ich bin zu der Ansicht gelangt, dass die Ringkerne der

Leukozyten wie der Archispermatozyten sekundäre Bildungen sind, die nur eine gewisse äussere Ähnlichkeit aufweisen. In den Archispermatozyten verschmelzen, wie F. Levy zeigte, ganze Kerne miteinander und können, wenn sie annähernd in einer Ebene liegen, sich zu einem Kranz vereinigen, der zuerst an gewisse Kuchenformen erinnert, dann aber beim Weiterschreiten der Verschmelzung durch Verschwinden der Berührungsflächen und ihrer äusserlichen Merkmale, der Einkerbungen, in einen glatten Ring übergeht. Anders aber liegt es bei den von Göppert und mir untersuchten Zellen. Schon Arnold hielt es für möglich, dass hufeisenförmige Kerne an ihren Enden verschmelzen und so Ringe bilden. Er untersuchte die Zellen des Knochenmarkes. Hier aber haben wir zu unterscheiden: die Lochkerne der Leukozyten und die der Riesenzellen. Denys lehnte die Kernfragmentierung ab, da er pluripolare Mitosen fand. Diese Befunde decken sich durchaus mit den von v. Kostanecki in embryonalen Säugetierlebern gefundenen Bildungen. Besonders wertvoll ist es, dass Heidenhain gefunden hat, dass diese Riesenzellen „Korbkerne“ haben mit Kanälen, die Plasma enthalten und einen Binnenraum, das „Pyrenocöl“, mit dem „Exoplasma“ verbinden. Er fand, dass im Pyrenocöl bis 100 und mehr Zentrosomen enthalten sind, dass also diese Zellen plurivalent sind. Die soeben erscheinende Arbeit von F. Levy schlägt die Brücke zwischen den Angaben von Denys und Heidenhain. Er zeigt, dass kleinere Kerne zu Kernkonglomeraten verschmelzen, in deren Sphären er viele Zentrosomen findet.

Der radiären Anordnung des Chromatins in den Kernen der Mutterzellen der Leukozyten, wie sie Göppert beschrieb und wie sie Reinke als „Speichenform“ gefunden haben will, kann ich nicht zustimmen. Ich bin der Ansicht, dass die Schädigungen, die Reinke gesetzt hat dadurch, dass er das Mesenterium mit der Luft in Berührung brachte, nichts anderes hervorrufen als eine Ansammlung von Leukozyten vielleicht auch an einer Stelle, an der physiologischer Weise Leukozyten entstehen, eine stärkere Leukozytenbildung als normal. Wie weit bei dem entzündlichen Vorgang Neubildung von Leukozytenkernen oder -austritt erfolgt, ist nicht zu entscheiden. Bei Amphioxuslarven hat Hatscheck Ringkerne in platten Epithelzellen gefunden.

Besonders eingehend hat Ballowitz Sichel- und Ringkerne



am Salpenepithel beschrieben. Nach ihm „besitzt bei diesen Tieren fast eine jede Zelle des Epithels, das die Pharyngeal- und Kloakenhöhle sowie auch die Körperaussenfläche unter der Mantelsubstanz in einschichtiger Lage bedeckt, eine mehr oder weniger sichelförmige Gestalt, die durch Zusammenschluss der Sichelenden ringförmig werden kann. Völlig geschlossene Ringkerne sind jedoch selten.“ Ballowitz hat bei seinen Ringen beobachtet, dass sie um die Sphäre gelagert sind, die 2—4 Zentrosome enthält. Diese Riesensphäre hält er auch für die Ursache der Ringkernbildung. Innerhalb des Ringes findet er häufig 1—2, aber nie mehr als zwei Brücken, die ganz fein sind. In einzelnen Kernen sollen diese Brücken schon Defekte enthalten, also eine neue Trennung eingehen.

An der Hand der neuen Untersuchungen ist es wohl gestattet, ein andere Deutung der wichtigen Befunde vorzunehmen. Der Vorgang der Entstehung von Riesenkernen durch Verschmelzung von Tochterkernen, wenn der Kernteilung eine Zytoplasmateilung nicht folgt, ist eine weit im Tier- und Pflanzenreich verbreitete Erscheinung. F. Levy hat soeben eine umfassende Zusammenstellung solcher Befunde gegeben. Auch die oben dargestellten Rieskerne im Salpenepithel sind mit grosser Wahrscheinlichkeit so aufzufassen. Vereinzelt scheint dort einer Kernteilung keine Zellteilung zu folgen. Die Tochterkerne sind nach der Beschreibung, die Ballowitz gibt, sichel- oder nierenförmig. In der konvexen Innenseite liegt die Sphäre. Wenn nun zwei Kerne miteinander verschmelzen, so berühren sich naturgemäß die Sichelpole, die Sphären liegen zwischen den Kernen und vereinigen sich zu den von Ballowitz beschriebenen Riesensphären. Der Kernring kommt also zustande, wie die Chromosomenringe in der Diakinese der ersten Reifeteilung. Dass diese Anschauung berechtigt ist, ergibt sich daraus, dass Ballowitz in der Riesensphäre bis zu vier Zentrosomen gefunden hat.

Die Ringkerne weisen keinerlei Zeichen von Degeneration auf, sondern sollen auch fähig sein, in mitotische Teilung zu treten. Wenn die Kerne in der orthomorphen Zelle sichelförmig im interkinetischen Stadium sind, erscheint es nicht auffällig, dass dort auch sichelförmige Prophasen der Mitose auftreten. Sehr selten hat Ballowitz ringförmige Prophasen gefunden. Dass bivalente Zellen in gleicher Weise wie univalente die Teilung

vorbereiten, hat F. Levy soeben beschrieben und abgebildet. Wenn schon die bivalente Prophase ein seltener Befund ist, erscheint es nicht merkwürdig, dass Ballowitz die mit grösster Wahrscheinlichkeit auftretende tri- und tetrapolare Mitose nicht gesehen hat. Die Anschauung von Konstanekis, dass Ringkerne stets die Vorläufer amitotischer Kernteilungen seien, lehnt Ballowitz ab.

Göppert nennt die Zellen mit mehrfach gelappten Kernen multinukleäre. Wir sahen aber, dass diese Bezeichnung nicht zu Recht bestehen kann, da es sich nur um Abschnürung zusammenhängender Kernlappen handelt. Von ihnen sagt er: „sie finden sich nun nicht nur in dem lymphatischen Gewebe der Leber, sondern auch ziemlich zahlreich frei im Blute schwimmend vor“. Dieselben vielkernigen Zellen trifft man auch in der Milz. Ich habe aber nicht feststellen können, ob sie bloss eingeschwemmt sind oder einem an Ort und Stelle vor sich gehenden Teilungsprozess ihren Ursprung verdanken.

Neuere Untersucher, unter denen ich insbesondere Maximow und Weidenreich nenne, haben in eingehenden Arbeiten den Zusammenhang von Leukozyten und Zellen im Bindegewebe kennen gelehrt. „Die lymphozytären Formen, die als kleine und grosse Typen auftreten, können ebensowohl als „ruhende Wanderzellen“ wie als Plasmazellen erscheinen. Die azidophil granulierten Elemente sind nicht nur bei den Vögeln ein charakteristischer Bestandteil des Bindegewebes, sondern können auch bei manchen Amphibien (*Amblystoma* nach Downey, *Salamandra* nach Flemming, Zus. d. Vf.) in ungeheuren Mengen das interlobuläre Lungengewebe erfüllen und werden auch sonst überall in wechselnder Menge angetroffen.“ Weidenreich sagt ferner: „Die gelapptkernigen Leukozyten oder die ihnen gleichzusetzenden spezialgranulierten Formen kommen, soweit die bisherigen Untersuchungen reichen, normalerweise auch im Bindegewebe vor, wo sie besonders bei den Amphibien einen ganz konstanten Befund darstellen.“ Wie ich oben auseinandergesetzt habe, entstehen Leukozyten sowohl in der lymphatischen Randschicht der Tritonleber wie im Bindegewebe. Nach Weidenreich sind „die verschiedenen Blut- und Lymphzellen, ebenso wie die freien Elemente des Bindegewebes, ihrer Entwicklung nach von einer indifferenten Zellform abzuleiten, die ubiquitären Charakter hat, und als ungranulierte

grosse und kleine Zelle im Bilde der lymphozytären Formen des Organismus wiederkehrt.“

Endlich möchte ich noch einmal kurz den Zusammenhang streifen, der zwischen Kernsegmentierung und Degeneration angenommen wird. Wir haben gesehen, dass Kernsegmentierung oder -zerschnürung nichts zu tun hat mit Kernteilung oder Zellteilung. Ich habe mich vielmehr dahin ausgesprochen, dass die Kernsegmentierung durch Vergrösserung der Oberfläche des Kerns wahrscheinlich mit den Aufgaben zusammenhängt, die die Zelle im Körper zu erfüllen hat. Welcher Art diese sind, ob Abgabe von Enzymen oder dergl., kann ich nicht sagen. Weidenreich fasst die Kernzerschnürung als degenerativen Vorgang auf. Der Kern soll dabei irgendwelche Stoffe an die Granula abgeben.

Zum Schlusse fasse ich meine Ergebnisse kurz zusammen: Von Ring-, Loch-, Napf- und Korkkernen, die in Riesenzellen durch Kernverschmelzungen entstehen, wenn einer Kernteilung eine Zellteilung nicht folgt, sind zu unterscheiden die ringförmigen Kerngebilde in entstehenden oder ausgewachsenen Leukozyten. In diesen werden aus physiologischen Gründen die Kerne durch Segmentierung in Lappen zerteilt, die zusammen hängen bleiben. Diese Lappen können sich so lagern, dass sie zur Bildung ringförmiger Kerngebilde führen.

### Literaturverzeichnis.

- Arnold, J., 1883: Beobachtungen über Kerne und Kernteilungen in den Zellen des Knochenmarks. *Virch. Arch.*, Bd. 93.
- Derselbe, 1887: Über Teilungsvorgänge an den Wanderzellen, ihre progressive und regressive Metamorphose. *Arch. mikr. f. Anat.*, Bd. 30.
- Derselbe, 1888: Weitere Mitteilungen über Kern- und Zellteilungsvorgänge in der Milz, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der von der typischen Mitose abweichenden Kernteilungsvorgänge. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 31.
- Derselbe, 1894: Über Kern- und Zellbildung bei akuter Hyperplasie der Lymphdrüsen und Milz. *Virch. Arch.*, Bd. 95.
- Ballowitz, E., 1898: Über Ringkerne. *Biolog. Zentralbl.*, Bd. XVIII.
- Derselbe, 1897: Über Sichelkerne und Riesensphären in ruhenden Epithelzellen. *Anat. Anz.*, Bd. XIII.
- Derselbe, 1898: Zur Kenntnis der Zellsphäre. *Arch. f. Anat. und Physiolog. Anat. Abt.*
- Bellonci, G., 1886: Sui nuclei polimorfi degli cellule sessuale degli an. fibi. Bologna (zit. n. Meves).

- Benda, C., 1893: Zellstrukturen und Zellteilungen des Salamanderhodens. Verhandl. d. Anat. Ges.
- Boveri, Th., 1914: Zur Frage der Entstehung maligner Tumoren. Jena.
- Champy, 1913: La spermatogenèse des batraciens. Arch. de zool. exp., Bd. 52.
- Denys, J., 1887: La cytodierèse des cellules géantes et des petites cellules incolores de la moelle des os. Cellule, Bd. II.
- Derselbe, 1888: Quelques remarques a propos du dernier travail d'Arnold sur la fragmentation indirecte. Cellule, Bd. V.
- Démarbeix, H., 1888: Division et dégénérescence des cellules géantes de la moelle des os. Cellule, Bd. V.
- Downey, H., 1909: The lymphatic tissue of the kidney of Polyodon Spatula. Fol. hämatolog., Bd. 8.
- Flemming, W., 1891: Über Teilung und Kernformen bei Leukozyten und über deren Attraktionssphäre. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 57.
- Derselbe, 1891: Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Ebenda.
- Göppert, E., 1891: Kernteilung durch indirekte Fragmentierung in der lymphatischen Randschicht der Salamandrinleber. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 37.
- Gräper, L., 1914: Eine neue Anschauung über physiologische Zellausschaltung. Arch. f. Zellf., Bd. 12.
- Mc. Gregor, I. H., 1889: The spermatogenesis of Amphiuma. Jour.n of Morphol., Bd. XV, Suppl.
- Gross, R., 1917: Betrachtungen und Versuche an lebenden Zellkernen. Arch. f. Zellf., Bd. 14.
- Heidenhain, M., 1907: Plasma und Zelle. Teil I, Jena.
- King, H. D., 1907: The spermatogenesis of Bufo lentiginosus. American. Journ. of Anat., Bd. 7.
- v. Konstantecki, K., 1892: Die embryonale Leber in ihrer Beziehung zur Blutbildung. Anat. Hefte, Bd. 1.
- Derselbe, 1892b: Über Kernteilung bei Riesenzellen nach Beobachtungen an der embryonalen Säugetierleber. Ebenda.
- Levy, F., 1921: Über heteromorphe Zellen im Hoden von Rana esculenta. Arch. f. Entw.-Meh.
- Maximow, A., 1909: Untersuchungen über Blut und Bindegewebe I. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 73.
- Derselbe, 1910a: desgl. II. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 76.
- Derselbe, 1910b: Über embryonale Entwicklung der Blutzellen bei Selachiern und Amphibien. Verh. d. anat. Ges., Brüssel.
- Meves, F., 1891: Über amitotische Kernteilung in den Spermatogonien des Salamanders usw. Anat. Anz., Bd. 6.
- Derselbe, 1893: Über eine Art der Entstehung ringförmiger Kerne. Inauguraldissertation Kiel.
- Derselbe, 1894: Über eine Metamorphose der Attraktionssphäre in den Spermatogonien von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 44.
- Derselbe, 1896, 1898: Zellteilung. Anat. Hefte, Bd. 6, 8.

Derselbe, 1897: Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 48.

Reinke, Fr., 1891: Untersuchungen über die Beziehung der von Arnold beschriebenen Kernformen zur Mitose und Amitose. Inauguraldissertation Kiel.

Schaxel, J., 1916: Über den Mechanismus der Vererbung. Jena.

Weidenreich, F., 1911: Blutkörperchen und Wanderzellen. Jena.

---



**ARCHIV**  
für  
**Mikroskopische Anatomie**

**I. Abteilung**  
für vergleichende und experimentelle  
Histologie und Entwicklungsgeschichte

**II. Abteilung**  
für Zeugungs- und Vererbungslehre

begründet von  
**MAX SCHULTZE**  
fortgeführt von  
**O. HERTWIG und W. v. WALDEYER-HARTZ**  
herausgegeben von  
**OSKAR HERTWIG**  
in Berlin

---

**Fünfundneunzigster Band**

**Viertes Heft**

Mit 1 Tafel und 34 Textfiguren

---

**1 9 2 1**

**VERLAG VON FRIEDRICH COHEN IN BONN**

**Ausgegeben am 12. November 1921**